ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

3

МАРТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

УДК 581.3 : 582.582.6

© О. П. Камелина, П. Рейвн

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СЕМЕЙСТВА *LOWIACEAE*

O. P. KAMELINA, P. H. RAVEN. EMBRYOLOGICAL FEATURES OF THE *LOWIACEAE* FAMILY

У впервые исследованного вида *Orchidantha maxillaroides* определены признаки мужских и женских эмбриональных структур, что позволило провести сравнительный анализ признаков, присущих сем. *Lowiaceae* и близким семействам порядка *Zingiberales*, и сделать заключение, что сем. *Lowiaceae* вписывается в круг родства этого порядка. Принципиальное сходство в развитии мужских эмбриональных структур позволяет предположительно определить для всех семейств порядка один и тот же тип тапетума — клеточный (секреторный) без реорганизации.

Тропическое монотипное сем. *Lowiaceae* представлено 1 родом *Orchidantha (Lowia)*, в котором насчитывается 6 видов, распространенных в Южном Китае, Индокитае, на о-ве Калимантан, п-ове Малакка и некоторых о-вах Тихого океана (Тахтаджян, 1987). До сих пор это семейство оставалось эмбриологически не изученным. Поэтому проведенное исследование, к сожалению, еще не полностью, но уже по многим эмбриологическим признакам позволяет охарактеризовать сем. *Lowiaceae*, что и сделано в настоящем сообщении. Отступая от принятых канонов, мы не приводим подробного описания процессов развития мужских и женских эмбриональных структур, а результаты исследования излагаем в форме кратких характеристик их основных признаков.

Материал и методика

Исследовали 1 вид — *Orchidantha maxillaroides*. Это многолетнее травянистое лесное растение (до 50 см выс.) с довольно толстыми корнями. Стебли сильно укорочены, листья с удлиненно-эллиптической пластинкой на длинных черешках и с влагалищами, охватывающими друг друга. Цветки обоеполые, зигоморфные, по облику напоминающие орхидеи. Развиваются в верхушечных соцветиях, с кроющими листьями и прицветником. Цветок 3-членный, с чашелистиками и пурпурно-фиолетовыми лепестками. Чашелистики линейные, длинные, в верхней части они свободны, а внизу образуют трубку, сросшуюся с длинной нижней завязью. Лепестки неравные, 2 узких коротких, ланцетных (до 10 мм дл.), третий — широкий (губа), с овальной отогнутой пластинкой (до 20 мм дл.). Основание губы трубчато свернуто вокруг столбика и тычинок. Тычинок 5, с короткими, расширяющимися к основанию тычиночными нитями и лентовидными крупными базально прикрепленными пыльниками, тесно сгруппированными у зева трубки напротив губы. Завязь 3-гнездная с многочисленными семяпочками. Столбик тонкий и довольно длинный, расширяющийся наверху. Рыльце 3-лопастное, крупное, с широкими асимметричными лопастями с бахромчатыми изрезанными краями, расположено перед пыльниками и не прикасается к ним, что исключает самоопыление. Плод — локулицидная коробочка цилиндрической формы. Семена эллиптические с 3-лопастным ариллоидом.

Растение теневыносливо, приурочено к сырым тенистым местообитаниям во влажных тропических лесах, опыляется птицами (нектарницами).

Материал собирали в условиях культуры в Климатроне Миссурийского ботанического сада (J. MacDougal, 10 IV 1993, Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA), фиксировали в смеси FAA. Для обработки материала применяли общепринятые методики. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской по описанной ранее методике (Камелина и др., 1992). Микрофотографии выполняли на универсальном микроскопе «Ergaval».

Результаты и их обсуждение

Пыльник (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*)

Число микроспорангиев — 4, в двух симметричных теках, перегородка между гнездами в теках массивная, перед созреванием пыльника разрушается, и гнезда попарно сливаются.

Связник довольно массивный, с проводящим пучком в центре; в отдельных клетках накапливаются танины. В клетках, прилегающих к гнездам 2—3 слоев связника, образуются фиброзные утолщения.

Вскрытие — интрорзно-латрорзное, продольными щелями.

Стенка микроспорангия.

Тип формирования не определен.

Число слоев: в сформированной стенке — 6—8, в зрелом пыльнике — 2—3.

Эпидерма с некрупными клетками, сохраняется в зрелом пыльнике в виде уплощенных, сжатых клеток.

Эндотеций с крупными клетками, в которых образуются фиброзные утолщения; сохраняются в зрелом пыльнике.

Средних слоев — 3—4; они постепенно разрушаются, выделяют значительное количество слизи полисахаридной природы внутрь гнезда. Слой, примыкающий к эндотецию, сохраняется дольше других, иногда и в зрелом пыльнике, но только отдельными клетками.

Тапетум: тип — клеточный (секреторный); нерегулярно-многослойный, с некрупными 2—4-ядерными клетками, активно секретирует полленкит, разрушается и лизирует на стадии вакуолизированных микроспор; орбикулы не обнаружены.

Спорогенная ткань.

Расположена одним рядом, так же расположены и микроспороциты, которые становятся очень крупными к началу мейоза.

Микроспорогенез.

Тип цитокинеза — сукцессивный.

Тип тетрад микроспор — Т-образный, крестообразный, тетрады в очень тонких каллозных оболочках.

Пыльцевое зерно.

Тип — 2-клеточное.

Вегетативная клетка с крупным округлым ядром, цитоплазма заполнена запасным белком.

Генеративная клетка небольшая, веретеновидная, с тонким слоем гомогенной цитоплазмы, расположена рядом с ядром вегетативной клетки.

Спермии образуются в пыльцевой трубке.

Семяпочка (см. таблицу-вклейку, *3—7*)

Тип — анатропная. В завязи семяпочки многочисленны, развиваются на 3 париетальных плацентах, причем в каждом гнезде 2 ряда семяпочек, но каждый ряд развивается на своей плаценте.

Нуцеллус: тип — крассинуцеллятный; массивный, с многослойными разрастающимися латеральной и особенно халазальной частями; клетки содержат крахмал; в зрелом семени нуцеллус сохраняется в виде перисперма; характерно наличие клеток с утолщенными оболочками, примыкающими к халазальной части зародышевого мешка.

Нуцеллярный колпачок присутствует; он имеет своеобразное строение: с 3—4 (6)-слойной латеральной частью и с удлиненными крупными апикальными клетками эпидермы, оболочки которых утолщены.

Париетальная ткань 1—2-слойная, разрушается во время формирования зародышевого мешка.

Интегументы в числе 2.

Внутренний интегумент 6-слойный в основании, 3-слойный по всей остальной длине, 4—5-слойный в микропилярной части; формирует оперкулум.

Наружный интегумент 10—12-слойный; формирует массивный 3-лопастный ариллоид.

Интегументальный тапетум отсутствует.

Микропиле формируется внутренним интегументом, наружный интегумент достигает края внутреннего, но не смыкается над ним.

Экзостом прямой, иногда широкий, воронковидный, короче эндостома, формируется после оплодотворения.

Эндостом прямой, не длинный, узкий.

Гипостаза состоит из нескольких слоев клеток с плотной цитоплазмой.

Халаза не очень массивная, с выростом.

Фуникулус широкий, короткий; семяпочки практически сидячие.

Проводящий пучок из плаценты по фуникулусу входит в семяпочку, затем разветвляется в халазу, наружный интегумент и ариллоид.

Археспорий.

Тип — одноклеточный.

Мегаспорогенез.

Тетрада мегаспор линейная.

Функционирующая мегаспора халазальная.

Зародышевый мешок

Тип развития — моноспорический, Polygonum.

Зародышевый мешок яйцевидно-удлиненный, с более широкой микропилярной частью; центральная клетка с крупными вакуолями.

Яйцеклетка грушевидная, с ядром в апикальной части клетки и вакуолью — в базальной.

Синергиды — 2 довольно крупные овальные клетки с большой вакуолью в апикальной части и ядром в плотной цитоплазме — в базальной; нитчатый аппарат хорошо выражен.

Антиподы — 3 небольшие клетки с плотной цитоплазмой, строением напоминающие яйцевой аппарат; 1-ядерные.

Полярные ядра расположены в центре зародышевого мешка в плотной цитоплазме, сливаются до оплодотворения.

Оплодотворение, эндоспермо- и эмбриогенез не прослежены, так как в условиях климатрона эти растения не плодоносят из-за отсутствия опылителей.

Сем. *Lowiaceae*, как известно, входит в состав порядка *Zingiberales*, в который наряду с ним включены еще 7 семейств (Тахтаджян, 1987; Cronquist, 1988). Кроме сем. *Heliconiaceae*, остальные семейства в той или иной степени изучены эмбриологически, и их сводные эмбриологические характеристики отражены в 5-м томе «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1990). Необходимо отметить, что по многим признакам, в том числе и по эмбриологическим, порядок *Zingiberales* считается довольно однородным и естественным (Mauritzon, 1936; Тахтаджян, 1966; Поддубная-Арнольди, 1982; Плиско, 1985; Камелина, 1990а; Cronquist, 1993).

Сравнительно-эмбриологический анализ признаков изученного сем. *Lowiaceae* (на примере *Orchidantha maxillaroides*) и других исследованных семейств порядка *Zingiberales* показал следующее.

1. По признакам мужских и женских эмбриональных структур сем. *Lowiaceae* вписывается в круг родства порядка *Zingiberales*. Так, 4-гнездный, 2-тековый пыльник (признак, общий для семейств *Lowiaceae*, *Strelitziaceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae* и *Costaceae*; только в семействах *Marantaceae* и *Cannaceae* пыльник 2-гнездный); массивная стенка гнезда пыльника с фиброзным эндотецием, несколькими средними слоями и нерегулярно-многослойным клеточным (секреторным) тапетумом, клетки которого становятся 2—4-ядерными; крупные микроспороциты, расположенные в 1 ряд; сукцессивный цитокинез; тетрады микроспор с очень тонкими каллозными оболочками; 2-клеточные пыльцевые зерна и активное выделение полленкита и слизи тапетумом и средними слоями; а также двупокровная крассинуцеллятная семяпочка с ариллоидом и хорошо развитой проводящей системой, нуцеллярный колпачок особого строения и слабо развитая париетальная ткань; 1-клеточный археспорий и моноспорический зародышевый мешок, развивающийся по типу Polygonum; дифференцированный яйцевой аппарат; синергиды с нитчатым аппаратом; 3 небольшие клетки антипод и полярные ядра, сливающиеся до оплодотворения, — признаки, сходные с таковыми у других семейств порядка, но часто различающиеся в деталях.

2. Самостоятельность сем. *Lowiaceae* подтверждается наличием индивидуальных признаков, при этом у данного семейства обнаруживается наибольшее сходство с семействами *Zingiberaceae* и *Costaceae* (по строению пыльника и семяпочки, ее типу (анатропная), по наличию ариллоида (3-лопастного, отличающегося по своему строению от всех других)), что предполагает и их более близкое родство.

3. Для сем. *Lowiaceae*, как и для других семейств порядка, характерны многие не только примитивные (многослойная стенка гнезда пыльника, 2-клеточные пыльцевые зерна, массивный нуцеллус, сохраняющийся в семени в виде запасающей ткани — перисперма, наличие оперкулума и массивного ариллоида и др.), но и высокоспециализированные признаки.

Исследование развития пыльника в сем. *Lowiaceae*, проведенное вслед за очень подробным изучением такового в сем. *Marantaceae* (Камелина, 1990а,б), а также анализ литературы и рисунков в работах авторов по развитию пыльника позволяют с уверенностью говорить о существующем единообразии и сходстве признаков и основных процессов развития мужских эмбриональных структур в семействах пор. *Zingiberales*. Это многослойная стенка микроспорангия; наличие фиброзных утолщений не только в эндотеции, но и в тканях связника; крупные, расположенные в 1 ряд микроспороциты; очень тонкие каллозные оболочки в тетрадах микроспор, формирующихся по сукцессивному типу; как правило, крупные 2-клеточные пыльцевые зерна. Интересной особенностью, присущей, очевидно, всем семействам, является наличие в стенке микроспорангия многочисленных средних слоев, которые активно секретируют слизь полисахаридной природы после лизиса тапетума. Тапетум нерегулярно-многослойный, из некрупных 2—4-ядерных клеток, окружает, а иногда даже образует септы между отдельными микроспороцитами, лизис его происходит рано, сопровождается активным выделением полленкита. Такое сходство в основных признаках позволяет с большей уверенностью предположить, что и тип тапетума у всех семейств один — клеточный (секреторный) без реорганизации. Указание на наличие других типов развития тапетума, вероятно, ошибочно. Во-первых, называя тапетум в роде *Canna* инвазивным

(Tiwari, Gunning, 1986), авторы могли принимать за клетки тапетума разросшиеся и вдающиеся в полость гнезда клетки среднего слоя после лизиса тапетума, как это происходит в сем. *Marantaceae* (Камелина, 1990а). Во-вторых, определение типа тапетума в сем. *Zingiberaceae* как амебоидного (Sachar, Arora, 1963) может быть вызвано тем, что развитие тапетума в этом семействе так же специфично, как и в семействах, исследованных нами. Клетки нерегулярно-многослойного тапетума при дезинтеграции и лизисе оболочек выделяют большое количество полленкита, сами же протопласты фактически остаются на своих местах, при этом они могут находиться и под средними слоями, и между микроспорами, так как часто формируют перегородки между микроспороцитами. Кроме того, пространство гнезда пыльника заполнено сгустками слизи полисахаридной природы. Такую картину можно принять за реорганизацию тапетума, которой на самом деле не происходит. Скорее всего этими же причинами объясняется определение типа тапетума в роде *Heliconia* как особый случай амебоидного (Pacini et al., 1985), когда тапетальные клетки теряют оболочки и внедряются в гнездо на стадии тетрад; их цитоплазма не сливается. Окончательное решение вопроса о типе тапетума в пор. *Zingiberales*, конечно, еще впереди, когда будут детально исследованы представители всех семейств.

Надеемся, что наше исследование закрыло еще одно «белое пятно» в эмбриологии порядка *Zingiberales*.

Выражаем искреннюю благодарность д-ру John MacDougal (Missouri Botanical Garden) за сбор и фиксацию материала, Н. О. Босмановой и Л. М. Ротенфельд (БИН РАН) за помощь в работе по приготовлению препаратов и микрофотографий.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 93-04-20626).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в семействе *Marantaceae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 4. С. 480—493.

Камелина О. П. Семейство *Marantaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae —Lemnaceae*. Л., 1990б. С. 247—254.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Плиско М. А. Порядок *Zingiberales* // Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Л., 1985. Т. 1. С. 206—230.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристики семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae—Lemnaceae*. Л., 1990. 332 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1988. 555 p.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1993. 1262 p.

Mauritzon J. Samenbau und Embryologie einiger Scitaminen // Acta Univ. Lund. 1936. Bd 31. Hf 9. S. 1—31.

Pacini E., Franchi G. G., Hesse M. The tapetum: its form, function and possible phylogeny in Embryophyta // Plant systematics and evolution. 1985. Vol. 149. P. 155—185.

Sachar R. C., Arora U. Some embryological aspects of *Amomum dealbatum* and *Hedychium acuminatum* // Bot. Gaz. 1963. Vol. 124. N 5. P. 353—360.

Tiwari S. C., Gunning B. E. S. Development of tapetum and microspores in *Canna* L.: an example of an invasive but non-syncytial tapetum // Ann. Bot. (USA). 1986. Vol. 57. N 4. P. 557—563.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Миссурийский ботанический сад
Сент-Луис, США

Получено 29 IV 1996

SUMMARY

Comparative-embryological analysis of the family *Lowiaceae* (examplified by *Orchidantha maxillaroides* from Missouri Botanical Garden investigated for the first time and also the other families studied so far from the order *Zingiberales* has shown that: 1) on base of male and female embryonal structures *Lowiaceae* lays within the *Zingiberales* boundaries. Thus, tetrasporangiate anther, massive anther wall with several middle layers and irregularly-multilayered secretory tapetum with 2—4-nucleate cells, large microsporocytes arranged in one row, succesive cytokinesis, microspore tetrads of callose thin walled, bicellular pollen grains, active exudate of pollenkit and mucilage by tapetum and middle layers as well as bitegmal crassinucellate anatropous ovule with arill and well developed vascular system, multilayered nucellar cap and weakly developed parietal tissue, unicellular archesporium and monosporic embryo sac of Polygonum type, differentiated egg cell apparate and three small antipodals. polar nuclei fusing before fertilization and presence of perisperm in seed — all the features occur in other families of the order but differ in details; 2) presence of individual characters justify independence of the family *Lowiaceae* being similar and close to *Zingiberaceae* and *Costaceae*; 3) the *Lowiaceae* as well as the other families of *Zingiberales* are characterized by many primitive but and highly specialized embryological features.

УДК 581.48 : 582.579.2

© Г. Г. Оганезова

СТРУКТУРА СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ ИРИСОВЫХ В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ, ГЕОГРАФИЕЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE*. II. ПОДСЕМЕЙСТВО *IXIOIDEAE*

G. G. OGANESOVA. THE SEEDS STRUCTURE OF SOME *IRIDACEAE* IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS, GEOGRAPHY AND PHYLOGENY. II. SUBFAMILY *IXIOIDEAE*

В связи с обнаружением в структуре семени представителей подсем. *Ixioideae* новой для семейства ирисовых морфогенетической тенденции к редукции спермодермы предложено в составе сем. *Iridaceae* выделить только 2 подсемейства (роды *Isophysis* и *Geosiris* не обсуждаются) — *Iridoideae* (включающего трибы *Nivenieae*, *Sisyrinchieae* и *Irideae*) и *Ixioideae*. Признана необходимость включения рода *Synnotia* в род *Sparaxis*. Обоснована целесообразность сохранения рода *Freesia*. Выявленные особенности структуры семени ирисовых и сравнение их с таковыми других лилейных убеждают в существовании эволюционной линии между семействами *Melanthiaceae*, *Colchicaceae*, *Iridaceae*, *Alstroemeriaceae*.

История и основные проблемы ирисовых изложены нами в первой публикации, посвященной этому семейству (Оганезова, 1997). Во избежание повторений я кратко остановлюсь только на проблемах группы родства рода *Ixia* или подсем. *Ixioideae*. Современное понимание объема подсемейства, когда в его состав включаются роды из родства *Crocus*, сложилось на основе работ крупнейших систематиков современности (R. Dahlgren с соавт. (1985), А. Л. Тахтаджян (1987), R. Thorne (1992)). Монограф семейства P. Goldblatt (1990b) придерживается сходной точки зрения. Ранее роды *Crocus*, *Romulea*, *Syringodea* отделялись от иксиевых. Так, F. Pax (1888) выделял их вместе с родом *Galaxia* в отдельное подсем. *Crocoideae*, а подсем. *Ixioideae* ограничивал родами *Ixia*, *Gladiolus*, *Babiana*.

Настоящая работа посвящена описанию и анализу структуры семени у видов *Ixioideae*. Предполагалось уточнить объем этого подсемейства, его таксономический статус в сравнении с ранее признанными подсемействами *Nivenioideae*, *Sisyrinchioideae*, *Iridoideae*, а также объем некоторых родов, материал по которым был в нашем распоряжении.

Материал и методика

В основном изучались зрелые семена представителей родов *Lapeirousia* Pourr., *Dierama* K. Koch, *Sparaxis* Ker (=*Synnotia* Sweet), *Freesia* Klatt, *Anomatheca* Ker, *Hesperantha* Ker, *Gladiolus* L., *Babiana* Ker, *Romulea* Maratti, *Crocus* L., *Crocosmia* Planchon, *Tritonia* Ker, *Geissorhiza* Ker, присланные по обменным каталогам, а также гербарный материал из ERE и LE. У родов *Crocus* и *Gladiolus* структура семени изучалась в развитии. Адреса делектусов и этикетки цитируются в тексте. Краткие сведения по структуре плодов в родах *Crocus*, *Gladiolus*, *Lapeirousia* приведены мною в предыдущей публикации (Оганезова, 1997). Применяли обычную методику анатомических исследований.

Результаты исследований

Lapeirousia. Довольно большой (36 видов) африканский род, большая часть видов которого сосредоточена в Намакваленде и Северной Намибии, но есть виды, распространенные по всей субсахарной Африке.[1] Как и у остальных иксиевых, подземная часть представлена клубнелуковицей. У этого рода она многолетняя, колоколовидной формы. Листья обычно мечевидные, но есть виды с пликатными листьями (Rudall, 1991; Goldblatt, 1991), что также обычно для подсемейства, с рядом специфических для рода особенностей в структуре (Rudall, Goldblatt, 1991). Структурные особенности вегетативной сферы используются для внутриродовой классификации (Goldblatt, Manning, 1990a). В роде отмечено широкое варьирование основного числа хромосом n = 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 3 (Goldblatt, Takei, 1993), т. е. налицо нисходящая дисплоидная серия. Она характеризует главным образом тропическую секцию *Paniculata.* Авторы объясняют это прогрессивным слиянием мелких хромосом. Цветки морфологически специализированы к насекомым-опылителям (Goldblatt et al., 1995). Местообитания видов варьируют от сырых, болотистых до сухих хорошо дренируемых, открытых мест (Goldblatt, 1990).

Изучен вид *L. abyssinica* Baker (LE, Schimperi iter Abyssinicum sectioprima: planta Adoenses. In collibus prope Adoan. 3 X 1837). Семена мелкие (0.12 × 0.08 см), продолговатые, красновато-коричневые. Экзотеста из прямоугольных, тангенциально ориентированных клеток с развитыми утолщениями главным образом наружной клеточной стенки, клеточные полости с флобафенами (рис. 1, *А*). Мезотеста из 2 слоев довольно крупных паренхимных клеток, эндотеста мелкоклеточная. В клетках тесты есть крахмальные зерна. Тегмен, как и у остальных изученных родов, 2-слойный. Экзотегмен состоит из узких, веретеновидных клеток с флобафенами, эндотегмен — из более крупных, прямоугольных клеток со слабо утолщенными стенками и флобафенами. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки с более или менее утолщенными стенками. Зародыш прямой осевой, по длине равен 1/2 длины семени, дифференцирован на меристему корешка, почечку со сформированным конусом нарастания и прокамбиальным тяжем семядоли (рис. 1, *Б*). В рубчике сохраняются остатки нуцеллуса. Мелкие ребра на поверхности семени образованы локальным разрастанием клеток мезотесты и тегмена.

Dierama. Большой (44 вида) африканский род, распространенный главным образом в Южной (39), но также в Восточной Африке до Эфиопии (некоторые виды натурализовались в Австралии (Cooke, 1986)). P. Goldblatt (1969) считал, что его можно представить в качестве анцестора рода *Sparaxis* (в качестве примитивных признаков отмечались вечнозеленость, многолетняя клубнелуковица, а также примитивные признаки в структуре цветка и соцветия). Однако в более поздней работе (Rudall, Goldblatt, 1991) указано, что отсутствие сходства по структуре листа между этими родами позволяет интерпретировать род *Dierama* вместе с близким к нему родом *Ixia* как сестринскую пару с родом *Sparaxis*. Goldblatt (1991) настаивает на необходимости критического исследования рода. Экологически род не специализирован (Hillard, Burtt, 1988; Marais, 1988). Изучен южноафриканский вид *D. pulcherrimum* Baker (Великобритания, Ливерпуль).

Семена удлиненные, красновато-коричневые, с одной плоской гранью, остальная поверхность закругленная. Экзотеста составлена небольшими прямоугольными клетками с развитыми утолщениями наружной и верхней трети антиклинальных стенок, клеточная полость с флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев некрупных клеток паренхимы, которая местами разрастается, образуя мелкие ребра на поверхности семени. Клетки эндотесты небольшие, прямоугольные, с утолщением внутренней стенки и флобафеновым содержимым (эндотеста подобна липоидному слою у пред-

---

[1] Объемы родов, их распространение и экология приводятся по следующим работам: Dahlgren et al., 1985; Goldblatt, 1990b, 1991; Оганезова, 1991. Другие источники цитируются в тексте.

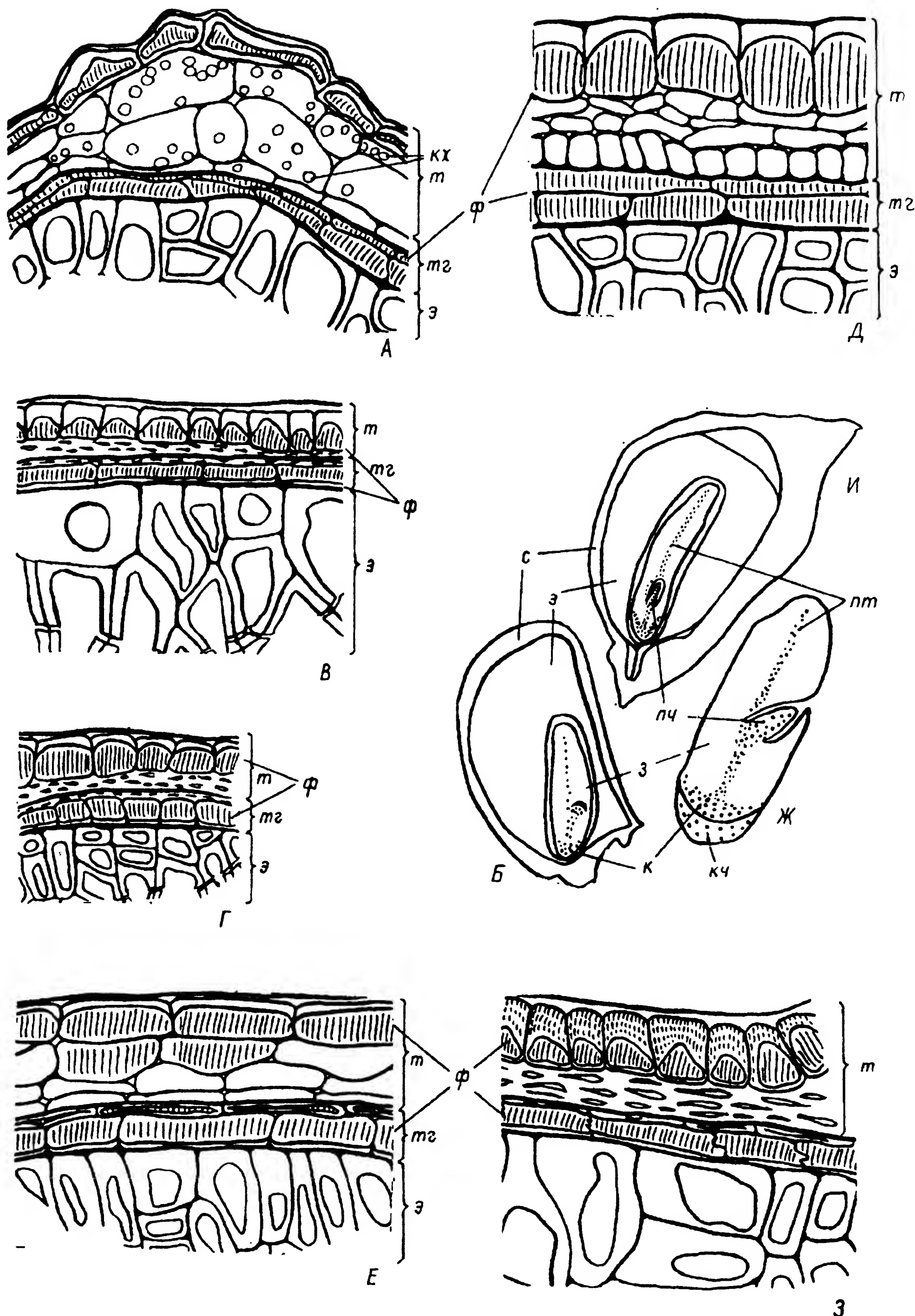


Рис. 1. Схематическое изображение структуры покровов зрелого семени (*А*, *В—Е*, *З*) и зародыша (*Б*, *Ж*, *И*) некоторых ирисовых.

А, *Б* — *Lapeirousia abyssinica*, *В* — *Sparaxis bulbifera*, *Г* — *S. villosa*, *Д* — *Crocosmia masonorumos*, *Е*, *Ж* — *Freesia refracta*, *З* — *Anomatheca laxa*, *И* — *Crocus adamii*. *А*, *В—Е*, *З* — ×280, *Б*, *Ж* — ×2.5, *И* — ×1.5. *з* — зародыш, *к* — зародышевый корешок, *кч* — корневой чехлик, *кх* — крахмальные зерна, *пт* — прокамбиальный тяж семядоли, *пч* — почечка зародыша, *с* — семенная кожура, *т* — теста, *тг* — тегмен, *ф* — флобафены, *э* — эндосперм. Незначительные утолщения клеточных стенок эндотесты (*Д*) и тегмена (*А*) отмечены более толстой контурной линией.

ставителей трибы *Irideae*). В тегмене сохраняется 1 слой узких, тангенциально вытянутых клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм очень многослойный, клеточные стенки его утолщены, пор нет. Зародыш прямой, осевой, по длине чуть больше 1/2 длины семени, с дифференциацией на меристему корешка, почечку с конусом нарастания и прокамбиальный тяж семядоли, который на верхушке семядоли раздваивается.

Sparaxis. Олиготипный (12 видов) африканский род. Это сезонный геофит, характерный для запада Капской области Южной Африки. Половина видов принадлежит к секции *Sparaxis*, другая половина — к секции *Synnotia*. Goldblatt (1990b, 1991, 1992) отказался от ранее признаваемого им (Goldblatt, 1969) отдельного рода *Synnotia*. Секции различаются по степени зигоморфности цветка. Поскольку у некоторых других родов в семействе зигоморфность часто сочетается с актиноморфностью (роды *Lapeirousia*, *Tritonia* и др.), автор считает возможным использовать эти различия в качестве таксономических признаков внутриродового ранга. Особенностью рода являются почти суккулентные листья. Виды приурочены к разнообразным местообитаниям (заболоченным, глинистым, сухим, песчано-каменистым и др.). Изучены виды: *S. bulbifera* (L.) Ker, König et Sims (ЮАР, Кирстенбош), обычен на песчаных почвах; *S. villosa* (Burman f.) Goldblatt (=*Synnotia villosa* (Burman) N. Br.) (LE, Cape Province: 33. 19 Worcester AD, lower slopes of the Witzenoberg north of Michells Pass near Boontjies river. Clay soil dense undisturbed Revosterbosveld. P. Goldblatt 4076, 8 IX 1976), растет на глинистых, каменистых местах; *S. parviflora* (G. Lewis) Goldblatt (=*Synnotia parviflora* G. Lewis) (ЮАР, Кирстенбош), обычен на каменистых, песчано-каменистых местах. Род приспособлен к сезонному климату, его подземная часть представлена маленькой короткоживущей клубнелуковицей. Ранее Goldblatt (1969) считал этот род близким к родам *Dierama* и *Ixia*, вероятнее всего, связанным с ними общим происхождением. Однако по строению листа они отличаются друг от друга, но сходны с родом *Tritonia* (Goldblatt, 1991). Числа хромосом, по мнению Goldblatt, также не дают определенно судить о родственных связях рода.

Семена округлые, небольшие (0.2—0.3 см в диам.), красновато-коричневые или темно-красные. Экзотеста из почти изодиаметрических или несколько радиально вытянутых клеток с развитым утолщением наружной стенки (рис. 1, *В*). Иногда есть утолщения и антиклинальных стенок (*S. bulbifera*) или их верхней трети (*S. parviflora*). Экзотеста заполнена флобафенами, их цвет варьирует от темно-коричневого (*S. villosa*) до красновато-коричневого (*S. parviflora*, *S. bulbifera*). Мезотеста из 4—6 слоев сжатых паренхимных клеток. Эндотеста составлена прямоугольными некрупными клетками с утолщенными внутренней и нижней третью антиклинальных стенок, у *S. parviflora* эндотеста почти не выделяется. Вся ткань тесты пропитана флобафенами. Экзотегмен практически не сохраняется, эндотегмен представлен прямоугольными клетками с развитым утолщением внутренней клеточной стенки и флобафеновым содержимым. Следует отметить, что у большинства образцов ткани настолько сжаты, что различаются только экзотеста и эндотегмен (рис. 1, *В*, *Г*). Кутикулы толстые. В рубчике спермодерма разрастается; клетки экзотесты приобретают палисадную форму; хорошо сохраняются оба слоя тегмена и остатки нуцеллуса. Эндосперм многослойный, его клетки толстостенные, слабопористые. Зародыш осевой, линейный, по длине равен 1/2 диаметра семени или короче, с дифференциацией на меристемы корешка, почечки (в ней намечается конус нарастания) и прокамбиальный тяж семядоли.

Freesia. Олиготипный южноафриканский род, ограниченный 10 видами (Goldblatt, 1982a, 1991). Его виды сконцентрированы на юге Капской провинции, и только *F. refracta* вышел за пределы этого региона и натурализовался в Австралии (Cooke, 1986) и на юге Франции (Valentine, 1980). Морфологически и цитологически род *Freesia* близок роду *Anomatheca*, и его сохранение в качестве отдельного рода

(Goldblatt, 1991) объясняется только тем, что *Freesia* — важная цветочная культура. Местообитания разнообразные, но в основном — сухие места. Изучены *F. refracta* (Jaq.) Klatt. (Франция, Марсель; LE, Caput Bonae Spei, A. Zeyher, 4026) и *F.* × *hybrida* hort. (Ботанический сад Института ботаники, Ереван). Семена закругленно-продолговатые, небольшие (0.25—0.5 × 0.2—0.4 см), красновато-коричневые, коричневые, с ариллоидом вдоль рафе.

Экзотеста составлена прямоугольными, продольно ориентированными клетками с утолщением наружной стенки, окрашена в желтый цвет, полости заполнены флобафенами. Субэпидермальный слой мезотесты составлен очень крупными клетками, иногда заполненными флобафенами, следующий слой и эндотеста обычно сильно сжаты, иногда 2-й слой мезотесты сохраняется. Слои мезотесты окрашены в желтый или желто-коричневый цвет (пигментированы клеточные стенки). Тегмен 2-слойный; наружный — из узких клеток с утолщенными стенками, практически без клеточных полостей, внутренний — более крупноклеточный, с развитыми утолщениями внутренней клеточной стенки. Клетки тегмена заполнены флобафенами. Кутикулы более или менее толстые. Ариллоид, образующийся при разрастании тесты, тканевой спецификой не обладает. В рубчике сохраняются остатки нуцеллуса (рис. 1, *Е*). Эндосперм многослойный, из толстостенных клеток. Зародыш осевой, линейный, по длине равен 1/2 длины семени, с дифференциацией на корешок с корневым чехликом, почечку со сформированным апексом и прокамбиальный тяж семядоли (рис. 1, *Ж*).

Anomatheca. Олиготипный (5 видов) род, виды которого распространены в Южной и на юге Тропической Африки; есть виды, натурализовавшиеся в Австралии (Cooke, 1986). Видовой состав частично уточнен Goldblatt (1982a) при обработке рода *Freesia.* Изучен *A. laxa* (Thunb.) Goldblatt (Мозамбик, Мапуту; LE, Durand et Schinz, Conspectus Florae Africanae Vol. V, Irid., 110. Caput Bonae Spei. E. Klon et Zeyher, 10. 9).

Семена округлые, 0.4 см в диам., темно-коричневые, почти черные, иногда заметна их гранистость. В структуре спермодермы наблюдается лишь некоторое сходство с таковой у рода *Freesia.* Экзотеста из почти изодиаметрических клеток с развитым утолщением, особенно наружной клеточной стенки, и с хорошо различимой поровостью остальных стенок. Теста сжатая, в тегмене четко различим только эндотегмен, экзотегмен очень сжат, вся ткань спермодермы заполнена коричневым содержимым (рис. 1, *З*). В рубчике и близ микропиле спермодерма, особенно теста, резко разрастается, можно идентифицировать эндотесту с развитым утолщением внутренней клеточной стенки, хорошо различимы оба слоя тегмена. В рубчике сохраняются остатки нуцеллуса. Кутикулы тонкие. Эндосперм очень многослойный, его клетки с утолщенными стенками. Зародыш по длине равен 2/3 диаметра семени, структурно сходен с таковым у рода *Freesia.*

Crocosmia. Олиготипный (9 видов) род, ареал которого совпадает с ареалом рода *Anomatheca*, также натурализовался в Австралии (Cooke, 1986). Род близок к *Tritonia* и *Chasmanthe* (Vos, 1982, 1984); специализация к южноафриканскому варианту сезонного климата достигается, в частности, за счет специфики структуры листа. Goldblatt (1991) разделяет это мнение, указывая на сходство структуры листа, цветка и общее число хромосом (n=11) у родов *Crocosmia* и *Tritonia.* Изучен *C. masanorum* (L. Bolus) N. E. Brown (Великобритания, Ливерпуль).

Семена продолговатые, небольшие (0.4 × 0.2 см), многогранные, темно-коричневые, почти черные. Экзотеста составлена прямоугольными клетками с развитым утолщением наружной клеточной стенки, клетки заполнены флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев паренхимы, местами число слоев резко возрастает, что приводит к формированию ребер. Эндотеста составлена небольшими клетками с немного утолщенной внутренней стенкой, ее клеточные стенки пропитаны флобафенами. Экзотегмен из тангенциально ориентированных узких клеток с флобафенами, эндотегмен

из более крупных прямоугольных клеток, также содержащих флобафены. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, с развитым утолщением клеточных стенок (рис. 1, *Д*). Зародыш осевой, линейный, по длине равен 2/3 длины семени, дифференцирован на меристемы корешка и почечки с прокамбиальным тяжем в семядоле.

Tritonia. Этот сравнительно небольшой (28 видов) род также приурочен к Южной и югу Тропической Африки. Большая часть видов сконцентрирована в Намакваленде, Натале, Трансваале, Лесото, Шварцвальде. 1 вид и 1 гибрид натурализовались в Европе (Valentine, 1980). Таким образом, большая часть видов обитает в областях с сезонным климатом (с зимними дождями), они встречаются на разных почвах — от песчаных до каменистых; многие виды растут на открытых местах (Vos, 1982). Изучен *T. scillaris* Baker (ЮАР, Кирстенбош).

Семена шаровидные, мелкие (0.1 см в диам.), со слабо выраженным носиком, красновато-коричневые. Экзотеста из тангенциально вытянутых клеток с развитым утолщением стенок, особенно периклинальных, которые окрашены в ярко-коричневый цвет. Ее подстилают 3 слоя тангенциально вытянутых паренхимных клеток. Эндотеста из крупных изодиаметрических клеток, в которых содержатся капли масла. Тегмен из 2 слоев тангенциально вытянутых клеток с равномерно развитыми и пропитанными флобафенами утолщениями стенок. Кутикулы тонкие, В рубчике сохраняются остатки нуцеллуса. Клетки многослойного эндосперма довольно толстостенные. Зародыш по длине равен 1/3 диаметра семени, по морфологии и структуре подобен таковому у рода *Crocosmia*.

Geissorhiza. Большой (82 вида) южноафриканский род. Ранее приводимое его распространение на Мадагаскаре не подтвердилось. Goldblatt (1982b) перевел 1 мадагаскарский вид в род *Gladiolus*, второй — в состав рода *Crocosmia* (Goldblatt, Manning, 1990b). Бóльшая часть видов рода (76) сконцентрирована в зоне зимних дождей Капской провинции (Goldblatt, 1985). Местообитания видов рода разнообразны (сырые, болотистые, каменистые, песчаные и т. д.). *Geissorhiza* и близкий род *Hesperantha* отличаются от других иксиевых необычной клубнелуковицей, с древеснеющими, концентрическими покровами, с базальным гребнем, из которого возникают вторичные корни. Оба рода характеризуются неординарным для семейства основным числом хромосом n=13 (Goldblatt, 1991). Тем же автором отмечено, что род *Geissorhiza* в сравнении с родом *Hesperantha* менее специализирован.

Изучены *G. imbricata* Ker (ЮАР, Кирстенбош) и *G. foliosa* Klatt (LE, W. Thiselton-Dyer, Fl. Cap., Vol. VI, 1897—1906. Irid. 298. Cap. B. Sp. Eckl. et Zeyh.).

Семена почти шаровидные или многогранные, мелкие (0.1—0.2 см в диам.), красновато-коричневые или темно-коричневые, иногда с небольшим носиком. Экзотеста (рис. 2, *А*) составлена прямоугольными, тангенциально ориентированными клетками с утолщенными стенками и флобафенами в полостях. Мезотеста состоит из 1—2 слоев тонкостенных сжатых клеток паренхимы. Эндотеста — из крупных, радиально вытянутых клеток с извилистыми антиклинальными стенками, содержит крупные капли масла (в остальных слоях тесты встречаются более мелкие капли). Оба слоя тегмена из тангенциально ориентированных клеток с утолщенными стенками (клетки экзотегмена у́же клеток эндотегмена). В клеточных полостях есть флобафены, концентрация которых выше в эндотегмене. Кутикулы тонкие. В рубчике сохраняются остатки нуцеллуса. Эндосперм немногослойный, с развитым утолщением клеточных стенок. Зародыш по морфологии, размерам (относительно величины семени), структуре подобен таковому у рода *Crocosmia*. У *G. foliosa* клетки спермодермы мельче таковых у *G. imbricata*.

Hesperantha. Большой (62 вида) род, ареал которого охватывает тропическую и Южную Африку, натурализовался в Австралии (Cooke, 1986). Близок к роду *Geissorhiza* (Goldblatt, 1982b, 1984a). Большая часть видов (36) обитает в районах зимних дождей юга Африки, остальные — в горах Наталя, Лесото и только 1 вид

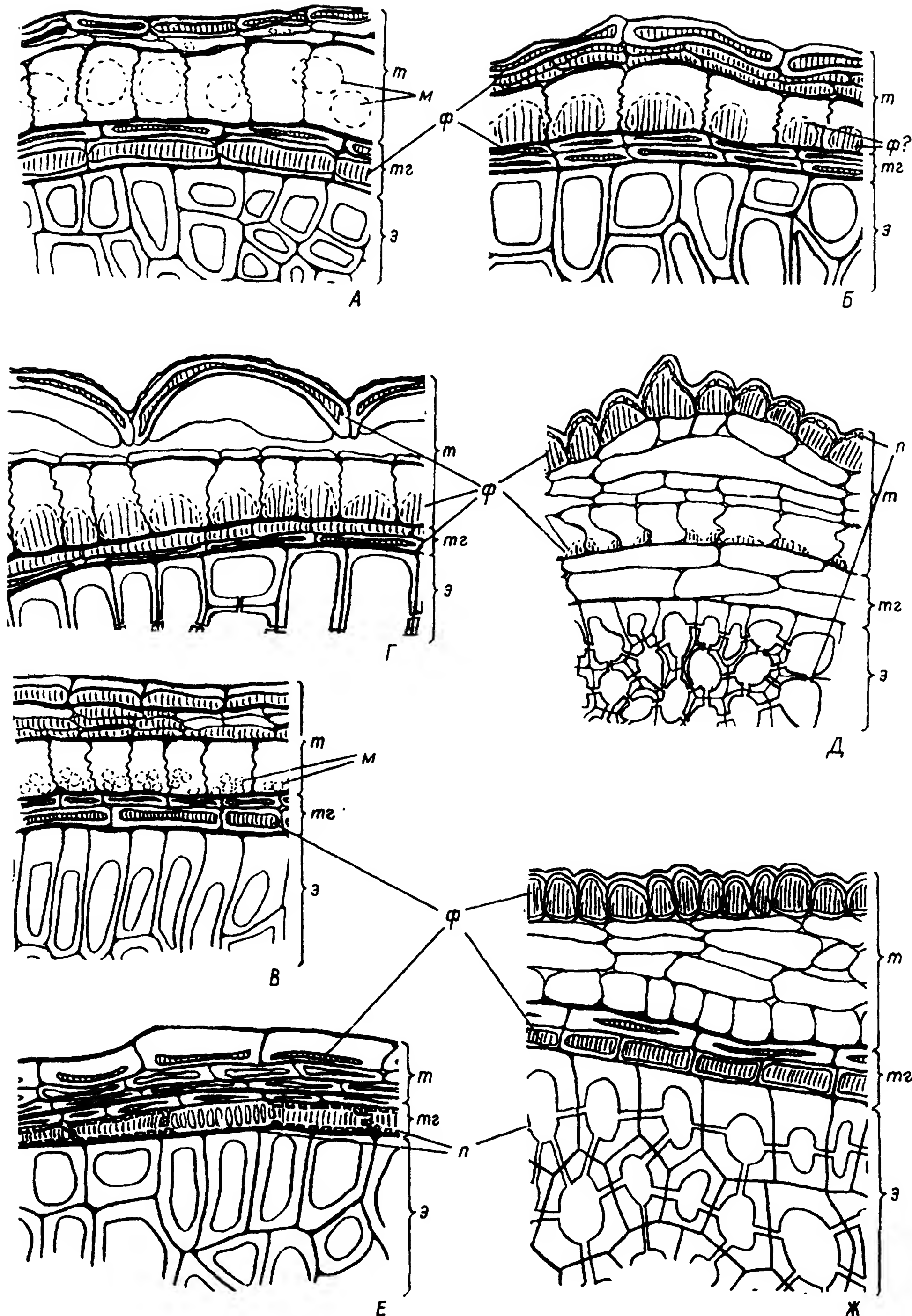


Рис. 2. Схематическое изображение структуры покровов зрелого семени некоторых ирисовых.

А — *Geissorhiza imbricata*, *Б* — *Hesperantha angusta*, *В* — *Babiana tubiflora*, *Г* — *Gladiolus carneus*, *Д* — *G. kotschyanus*, *Е* — *Romulea columnae*, *Ж* — *Crocus adamii*. *м* — масло, *п* — поры, *ф?* — возможно, флобафены с примесью других веществ. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. *А—Ж* — ×280.

доходит до Камеруна и Эфиопии. Goldblatt (1982c, 1984a) вслед за другими авторами отмечает разнообразие покровов клубнелуковиц у разных видов рода, считает возможным использовать строение покрова как признак в систематике рода. Типы местообитаний варьируют от сырых, даже очень сырых, до мест с сезонной сыростью и настоящих аридных мест (Hillard, Burtt, 1979, 1986; Goldblatt, 1982c, 1984a).

Изучены *H. falcata* Ker (LE, Cap. B. S., Zeyher. Distr. Drege. 1847, Linnaea XIX, XX) и *H. angusta* Ker (LE, Irid. 244. Cap. Bonae Spei, Ecklon et Zeyher, 799).

Семена продолговатые (*H. falcata*) или почти шаровидные (*H. angusta*), мелкие (0.15—0.2 × 0.1 см), коричневого или темно-коричневого цвета, что укладывается в признаки установленного W. Wagner и P. Goldblatt (1984) основного типа семян рода. Экзотеста составлена тангенциально удлиненными клетками с развитым утолщением стенок и флобафенами. 2—3 слоя мезотесты из небольших, местами сильно сжатых клеток, также с флобафенами. Структура эндотесты подобна таковой у рода *Geissorhiza*, но здесь в клеточных полостях накапливается фиолетовое вещество. Можно предположить, что это флобафены с примесью иного пигмента. Сходное явление мною было обнаружено у некоторых гемодоровых (Оганезова, 1995). Ближе к рубчику в эндотесте выявляется 2-й слой. Тегмен из 2 слоев небольших тангенциально ориентированных клеток, с утолщенными стенками и флобафенами. Все кутикулы тонкие. Эндосперм очень многослойный, с развитыми утолщениями клеточных стенок (рис. 2, *Б*). Нуцеллус сохраняется в халазе и в микропиле, в последнем он трансформирован в эпистазу. Зародыш по длине равен 1/4 диаметра семени, сходен с таковым у родов *Geissorhiza* и *Crocosmia*.

Babiana. Большой (62 вида) род из Южной Африки, Зимбабве, Сокотры, но большая часть видов сконцентрирована на юго-западе Капской провинции и в Намакваленде; натурализовался в Австралии (Black, 1943; Cooke, 1986). Местообитания чаще всего сырые или более или менее влажные места, трещины скал (Lewis, 1938; Dyer, 1945—1946). Согласно Goldblatt (1991), род *Babiana* в трибе *Ixieae* занимает изолированное положение. Его отличает ряд специализированных признаков (псевдочерешчатые листья, пликатные листовые пластинки, опушенность, неординарное для трибы основное число хромосом n=7). В роде есть строго зигоморфные виды, которые опыляются птицами, выделяемые иногда в отдельный род *Antholisa*. Как уже отмечалось выше, монограф семейства Goldblatt не считает возможным использовать типы симметрии цветка как родоспецифичный признак (Goldblatt, Vos, 1989; Goldblatt, 1990b, 1990c). Изучен *B. tubiflora* Ker (Великобритания, Ливерпуль).

Семя округлое, 0.4 см в диам., красновато-коричневое с сухим выростом вдоль рафе и в области микропиле. Экзотеста составлена тангенциально вытянутыми (в рубчике почти изодиаметрическими) клетками с развитым утолщением наружной стенки и флобафенами в полостях (рис. 2, *В*). Мезотеста из 3—4 слоев также тангенциально вытянутых клеток паренхимы, часть их содержит флобафены. Эндотеста, подобно таковой у рода *Geissorhiza*, содержит капли масла. Тегмен структурно также близок к таковому у *Geissorhiza*. Кутикулы тонкие. Эндосперм очень многослойный, его толстостенные клетки почти лишены пор. Зародыш осевой, линейный, равен 1/2 диаметра семени с дифференциацией меристемы корешка, прокамбиального тяжа в семядоле и почечки со сформированным конусом нарастания.

Gladiolus. Очень большой (180 видов) род, распространенный в Африке, Мадагаскаре, Евразии, с видовым многообразием в субсахарных областях Африки и безусловным центром на юго-западе Капской провинции; натурализовался в Австралии (Black, 1943; Cooke, 1986). Проблемным является объем рода. После работ G. Lewis с соавт. (1972), Goldblatt и Vos (1989) в него включены роды *Oenostachys*, *Anomalesia*, *Homoglessum*. Особенность рода *Gladiolus* — сочетание актиноморфных (только для некоторых видов из Капской провинции) и зигоморфных цветков, опылители — птицы и бабочки (Lewis et al., 1972). Основное число хромосом, вероятно, n=15. У африканских видов полиплоидия очень редкое явление, в этом

регионе встречаются главным образом диплоидные и дисплоидные виды; виды из дисплоидной серии обычно более специализированные. В евразийской части ареала рода распространена полиплоидия (Goldblatt et al., 1993). Эти же авторы отмечают его близость с родами *Radinosiphon* и, вероятно, *Hesperantha* и *Geissorhiza*. Характерные местообитания весьма разнообразны: влажные, сезонно влажные места, горные склоны, сырые луга, леса открытого типа, сообщества хамеропс-гариги, засоленные почвы (и даже засоленные болота), степи, известковые склоны, песчаные дюны и др. (Dyer,1945—1946; Hamilton, 1980; Kit Tan, Edimondson, 1984; Goldblatt, 1984b). Изучены капские виды *G. alatus* L., *G. carneus* Delaroche, *G. recurvus* L. (все из ЮАР, Кирстенбоша), а также антропатено-курдозагросский (Сагателян, 1981) *G. kotschyanus* Boiss. (Армения, г. Кетуз, Араратский р-н, 15 VI 1977, Г. Оганезова; Армения, по дороге из Веди в Мартуни через Агриджу, 2000 м над ур. м., 20 VI 1977, Г. Оганезова; коллекция Ботанического сада Института ботаники, Ереван).

Семена обычно вальковатые (реже округлые), с тонким крыловидным выростом, развивающимся в плоскости рафе—антирафе (*G. carneus* лишен выростов), некрупные (0.22—0.3 × 0.12—0.3 см, без учета крыла), желтовато-коричневые и красновато-коричневые. Семязачатки анатропные, крассинуцеллятные с маленьким обтуратором. Нуцеллус в верхней и париетальной частях семязачатка 1—2-слойный, но мощный в халазе. Наружный интегумент из 4—5 слоев почти изодиаметрических клеток, внутренний из 2 слоев прямоугольных в плане клеток. В процессе созревания семени в наружном интегументе дифференцируются наружная и внутренняя эпидермы, крупноклеточный субэпидермальный слой, основная паренхима вакуолизируется. Тегмен мало меняется. В экзотесте дозревающего семени накапливаются флобафены. Экзотегмен разрастается, вакуолизируется, эндотегмен сохраняет мелкоклеточность. Нуцеллус в париетальной части семени сохраняется вплоть до стадии дозревающего семени.

В зрелом семени экзотеста обычно представлена прямоугольными (у *G. kotschyanus* наружная клеточная стенка этого слоя, которая выделяется развитой поровостью, местами сосочковидно вытягивается (рис. 2, *Д*)), тангенциально ориентированными клетками с утолщенными стенками и флобафенами, часть клеток экзотесты сминается почти полностью, теряя содержимое (рис. 2, *Г*). Мезотеста капских видов 2—3-слойная, ее клетки сильно сжаты и сохраняют клеточные полости только в выростах семени; у *G. kotschyanus* мезотеста 3—4-слойная, местами ее клетки сжаты. Это обусловливает сморщенность поверхности семени. Иногда экзотеста вместе с субэпидермальным слоем отрывается от остальных слоев спермодермы. Эндотеста близка к таковой у *Hesperantha* и *Geissorhiza*. Флобафены занимают часть клеточной полости эндотесты у африканских видов и концентрируются по внутренним углам клеток у *G. kotschyanus*. Оба слоя тегмена составлены из почти одинаковых небольших клеток, иногда отмечаются более крупные клетки эндотегмена. У капских видов в тегмене отмечены небольшое утолщение стенок и флобафены; у *G. kotschyanus* клетки тегмена тонкостенные, бесцветные. Эндосперм многослойный, его клетки с развитыми утолщениями стенок. Зародыш осевой, линейный, дифференцирован на меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж в семядоле (капские виды), у *G. kotschyanus* — сформирован апекс почечки.

Romulea. Большой (95 видов) род, распространенный в Африке и Средиземноморье, около 70 видов приурочены к Южной Африке с центрами на юго-западе Капской провинции и в Западном Кару (Goldblatt, 1990b, 1991); в Средиземноморье 8—12 аборигенных видов (Marais, 1980, 1984); натурализовался в Австралии (Black, 1943; Cooke, 1986). Клубнелуковица *Romulea* сходна с таковой у родов *Geissorhiza* и *Hesperantha*, но поскольку род *Romulea* более специализирован и в вегетативной и генеративной сферах, в сравнении с вышеназванными родами (стебель полностью подземный, листья вторично бифациальные, трубка околоцветника вытянута), то Goldblatt (1991), предполагая для этих 3 родов наличие общего предка, относит *Romulea* к линии *Syringodea—Crocus*. Местообитания видов рода

довольно разнообразны — сырые песчаные грунты близ моря, скалистые или травянистые склоны, заболоченные участки, иногда растет в воде, но есть виды, составляющие элемент маквиса, растущие на неподвижных дюнах (Lewis, 1938; Marais, 1980, 1984). Изучены средиземноморские виды *R. columnae* Sebast. et Mauri (Франция, Нант) и *R. bulbocodium* (L.) Sebast. et Mauri (Швейцария, Невшатель; Великобритания, Серей).

Семена небольшие или даже мелкие (около 0.25 см в диам.), почти шаровидные или немного вытянутые, со сглаженными ребрами, коричневые или красновато-коричневые. Экзотеста из прямоугольных, тангенциально ориентированных клеток с очень развитыми утолщениями наружной и антиклинальных стенок. Клеточные полости заполнены флобафенами. У *R. bulbocodium* остальные слои почти не сохраняются. Они или разрушаются с образованием небольших полостей, и тогда экзотеста местами соприкасается с тегменом, или же эти слои сжимаются, и их клеточная структура становится неразличимой. У *R. columnae* можно различить еще 2 слоя сжатых клеток паренхимы тесты. Оба слоя тегмена у *R. bulbocodium* составлены небольшими тангенциально вытянутыми клетками с утолщенными стенками и почти отсутствующей клеточной полостью, их стенки окрашены флобафенами. У *R. columnae* экзотегмен такой же, эндотегмен выделяется более крупными клетками с флобафенами и заметной поровостью стенок. Кутикулы более или менее тонкие. Эндосперм довольно многослойный, его клетки с утолщенными стенками почти без пор (рис. 2, *E*). Зародыш осевой, линейный, по длине равен 1/2 диаметра семени, структурно сходен с зародышем у *Babiana*.

Crocus. Большой (80 видов) род, виды которого сосредоточены главным образом в Средиземноморье и в Европе, встречаются также в западной Азии, Иране, доходят до Средней Азии. Для некоторых видов из Восточного Средиземноморья приводятся следующие числа хромосом: n=4, 5, 6, 7, 8 (Feinbrum, 1957). Rudall с соавт. (1984) изучали апомиктию у видов рода *Crocus*. Факультативная дисплоспория ими не выражена; авторы считают, что при необычном числе хромосомных вариаций имеет место апомиксис. По структуре листа намечена (Rudall, Mathew, 1990) линия родства *Geissorhiza*, *Romulea*, *Crocus*, что согласуется с мнением G. Lewis (1954) и Goldblatt (1971, 1991) об общем предке у родов *Geissorhiza*, *Romulea* и близких к ним *Syringodea* и *Crocus*. И осенне-, и весеннецветущие виды обладают широким экологическим диапазоном (маквис, гаррига, шибляк, открытые каменистые места, скалистые холмы, известковые склоны, субальпийские луга, открытые леса, лесные поляны, степи) (Bowles, 1924; Mathew, 1977, 1980, 1984; Feinbrun, 1957). Изучены восточносредиземноморско-переднеазиатский (Сагателян, 1981) вид *C. adamii* J. Gay (коллекция Ботанического сада Института ботаники, Ереван; Армения, Мегринский р-н, выше Бугакара, левый склон ущелья, 13 V 1979, Г. Оганезова; Армения, окр. Дилижана, 30 III 1984, Г. Оганезова) и горносреднеазиатский *C. alatavicus* Regel et Semen. (коллекция автора, привезен из Узбекистана).

Семязачатки с небольшим обтуратором, тенуинуцеллятные. Наружный интегумент 4-слойный, внутренний 2-слойный, нуцеллус 1-слойный. В процессе созревания семени клетки наружной эпидермы наружного интегумента радиально вытягиваются, остальная ткань наружного интегумента представлена 3—4 слоями овальных клеток паренхимы. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента разрастаются и становятся крупными, почти изодиаметрическими. Внутренний интегумент почти не меняется. Нуцеллус быстро разрушается.

В экзотесте дозревающего семени появляется утолщение клеточных стенок, наружная клеточная стенка дуговидно выгибается, в стенках и полостях накапливаются флобафены. Часть клеток этого слоя вытягивается в папиллы, местами эпидерма отходит от внутренних слоев с образованием схизогенной полости. Отдельные паренхимные клетки мезотесты заполняются флобафенами. Клетки эндотесты сохраняют изодиаметрическую форму, их внутренняя стенка утолщается. Клетки экзотегмена тангенциально вытягиваются, их стенки утолщены, эндотегмен немного разрас-

тается, утолщаются и его клеточные стенки, в клеточных полостях обоих слоев накапливаются флобафены. Кутикулы толстые.

Зрелое семя видов рода *Crocus* округлое, 0.3—0.4 см в диам., с развитым рафе, волнистой поверхностью, желто-коричневое. Структура его почти не меняется в сравнении с дозревающим семенем. Флобафены есть в экзотесте, в тегмене. Мезотеста местами сжимается, местами ее клетки сохраняют нормальную структуру. В области рафе мезотеста значительно разрастается с образованием полостей. Эндосперм очень многослойный, его клетки с развитым пористым утолщением стенок (рис. 2, *Ж*). Зародыш подобен таковому у рода *Romulea* (рис. 1, *И*).

Обсуждение

Семена иксиевых отличаются от семян остальных ирисовых следующими анатомическими особенностями: малослойность и мелкоклеточность спермодермы (все ее рисунки выполнены при увеличении ×280, тогда как для остальных ирисовых (Оганезова, 1997) для рисунков почти всегда достаточным было увеличение ×140); тип пигментов в спермодерме представителей подсемейства по цвету почти всегда легко идентифицируется как флобафены, тогда как у остальных ирисовых встречаются спорные типы красящих спермодерму веществ; в подсемействе очень часто сохраняются остатки нуцеллуса в халазальной части зрелого семени, а у рода *Hesperantha* сохраняется и его микропилярный участок, трансформированный в эпистазу; эндосперм у абсолютного большинства изученных видов очень многослойный, составленный толстостенными клетками, но встречаются виды, у которых его ткань малослойная, ее клеточные стенки утолщенные; у большинства изученных видов уже сформирован конус нарастания почечки зародыша, у родов *Freesia* и *Anomatheca* дифференцируется корневой чехлик, т. е. у иксиевых тенденция к развитию более дифференцированного, чем у ранее изученных ирисовых (Оганезова, 1993, 1997), типа зародыша совершенно очевидна. Можно сказать, что подсемейство иксиевых достаточно четко очерчено по комплексу признаков структуры семени и сопоставимо с ранее признанными (Оганезова, 1997) подсемействами *Nivenioideae*, *Sisyrinchioideae*, *Iridoideae*. Однако если попытаться сравнить эти 4 группы ирисовых по особенностям структуры семени и на этом основании оценить их филогенетический уровень, то можно отметить следующее.

1. Подсем. *Nivenioideae* (если судить по роду *Patersonia*) отличается сравнительно слабой специализацией тканей спермодермы (отсутствие пигмента, однотипность обоих слоев тегмена) и эндосперма (довольно малослойный, его клетки с небольшим утолщением стенок), наименее дифференцированным типом зародыша в семействе.

2. Подсем. *Sisyrinchioideae* характеризуется очень специфичным типом тегмена (в его клетках, вернее в эндотегмене, очень утолщаются клеточные стенки, которые напоминают утолщения септированных волокон). Эндосперм также сравнительно немногослойный, у некоторых видов утолщения клеточных стенок этой ткани выражены незначительно. Зародыш в этом подсемействе более дифференцирован, чем у представителей *Nivenioideae*.

3. Подсем. *Iridoideae* выделяется очень специализированными тканями спермодермы (в тесте по своеобразию формы, утолщению клеточных стенок, наличию пигментов различаются экзотеста и так называемый липоидный слой (термин H. Huber, 1969); клетки тегмена также отличаются разнообразием формы, структуры, характером пигментации) и эндосперма (отличается чрезвычайной многослойностью, очень развитым утолщением клеточных стенок, что предполагает активное участие эндосперма в защите зародыша) (Оганезова, 1993); у представителей этого подсемейства в халазальной части зрелого семени сохраняются остатки нуцеллуса; зародыш так же, как у сизиринхиевых, дифференцирован на меристемы корешка, почечки и прокамбиальный тяж семядоли.

4. В подсем. *Ixioideae*, наряду с родами (*Lapeirousia*, *Hesperantha*, *Geissorhiza* и др.), у которых нормально развиваются и в зрелом семени сохраняются оба интегу-

мента, при этом выраженной спецификой они не обладают, есть роды (*Sparaxis*, *Anomatheca*, *Dierama*), для которых отмечены редукционные процессы в спермодерме, особенно в тегмене (теста сравнительно малослойная, экзотегмен в зрелом семени сильно сжимается, иногда его клеточная структура почти не различима, или в его клетках отсутствуют пигменты, утолщения стенок). Зародыш иксиевых — наиболее дифференцированный в семействе (всегда сформирован конус нарастания почечки, отмечены случаи дифференциации корневого чехлика).

Таким образом, в результате проведенного сравнения выявилось, что в структуре семени ирисовых можно проследить 2 морфогенетические тенденции. Одна выражается в усилении специализации, дифференциации всех тканей и составных частей семени как в период его развития, так и в стадии полной зрелости. Эта тенденция характерна для подсемейств *Nivenioideae*, *Sisyrinchioideae* и *Iridoideae*, более того, в предложенной последовательности подсемейства иллюстрируют развитие этой тенденции по восходящей. Подсем. *Ixioideae* характеризуется новой для семейства морфогенетической тенденцией, в которой сочетается специализация структур семени с их частичной редукцией. Сходные явления в семенной кожуре отмечены мной и в других семействах родства лилейных (Оганезова, 1989). Отмечено также, что снижение функции спермодермы, главным образом внутреннего интегумента, сопровождается компенсаторным развитием других частей семени (иногда эндосперма или тесты и эндосперма), что обеспечивает развитие дифференцированного зародыша. Это позволяет рассматривать вышеописанную тенденцию как способствующую специализации таксонов. Это, на мой взгляд, дает право на пересмотр таксономических рангов исследованных групп родства *Nivenia*, *Sisyrinchium*, *Iris* и *Ixia*. Иксиевые более обособленны от остальных ирисовых, следовательно, сохраняя за ними ранг подсемейства, я вынуждена снизить таксономический ранг 3 оставшихся групп на один порядок и признать их в ранге триб *Nivenieae*, *Sisyrinchieae* и *Irideae*, объединяемых в подсем. *Iridoideae*. Соответственно должен быть снижен и ранг триб, выделяемых Goldblatt (1990b) и ранее мной поддержанных (Оганезова, 1997), до подтриб. Такое представление о внутренней иерархии таксонов в семействе ирисовых соответствует представлениям Тахтаджяна (1987) об этом семействе. Более того, в работе C. Williams, J. Harborn, P. Goldblatt (1986), где в систематическом плане интерпретировались данные по типам фенольных соединений в семействе, выделялись 3 подсемейства ирисовых — *Isophyoideae*, *Iridoideae* и *Ixioideae*.[2]

Иная интерпретация полученных данных, на мой взгляд, вряд ли возможна. Например, нельзя ограничить семейство ирисовых подсемействами *Nivenioideae*, *Sisyrinchioideae*, *Iridoideae*, а иксиевые выделить в самостоятельное семейство. Отмеченные различия в структуре семени представителей *Ixioideae* в сравнении с остальными ирисовыми носят характер тенденции. Самостоятельность семейства обосновывается более четким комплексом признаков, чем тенденции.

К сожалению из-за неполноты данных нет возможности принять участие в дискуссии о делении подсем. *Ixioideae*. Можно только отметить, что спермодерма рода *Lapeirousia* ближе к общему типу спермодермы в подсем. *Iridoideae* sensu Takhtajan, 1987. Характерная для иксиевых тенденция к редукционным процессам в спермодерме здесь практически не выдержана.

Попытка сгруппировать все изученные роды иксиевых на основании сходства структуры семени и степени выраженности обнаруженной тенденции к редукции спермодермы показала следующее. Из родов со слабо выраженной тенденцией к редукции спермодермы следует отметить роды *Hesperantha*, *Geissorhiza*, *Gladiolus* (в последнем главным образом южноафриканские виды, средиземноморские виды более специализированы). К ним примыкают роды *Crocus* и *Romulea*. У последних тенденция к редукции уже намечена, это более специализированные роды единой структурной линии.

---

[2] Род *Isophysis* (так же, как и род *Geosiris*) и их место в родстве ирисовых не обсуждается. Считаю возможным принять распространенное мнение о выделении отдельного подсем. *Isophyoideae*.

У родов *Dierama*, *Sparaxis*, *Crocosmia*, *Tritonia*, *Babiana* тенденция к редукции тегмена в зрелом семени хорошо выражена. К этим родам близки роды *Freesia* и *Anomatheca*, у которых отмечены редукционные процессы и в тесте. Интересно отметить, что в обеих выделенных структурных линиях, а именно *Dierama—Babiana* и *Freesia—Anomatheca*, с одной стороны, *Hesperantha—Gladiolus* и *Crocus—Romulea* — с другой, остатки нуцеллуса в зрелом семени отмечены только для родов из менее специализированных групп *Dierama—Babiana*, *Hesperantha—Gladiolus*. Остатки нуцеллуса сохраняются и в зрелом семени рода *Lapeirousia*.

В предложенном распределении родов прослеживается параллель с данными В. С. Шнеер (1990), изучавшей систематику иксиевых методом серотаксономии. Намеченные ею новые группы родства в подсемействе примерно созвучны предложенным выше, но не соотносятся с трибами иксиевых в понимании Goldblatt (1971). В своих недавних работах монограф семейства несколько иначе, чем прежде, интерпретирует группы рода иксиевых (Goldblatt, 1991). Можно отметить некоторое сближение различных представлений о делении этого подсемейства. Безусловно одно: проблема остается, необходимо новое, более детальное изучение подсем. *Ixioideae*.

В отношении объема отдельных родов имеются все основания поддержать включение рода *Synnotia* в состав рода *Sparaxis*. В то же время нет оснований ставить под сомнение самостоятельность рода *Freesia*.

Таким образом, по результатам изучения структуры семенной кожуры у 26 родов сем. *Iridaceae* (Оганезова, 1997), что составляет примерно 1/3 от общего числа родов ирисовых, сделан вывод о необходимости сохранения только 2 подсемейств — *Iridoideae* и *Ixioideae*. В составе подсем. *Iridoideae* признаны 3 трибы, соответствующие группам родства *Nivenia*, *Sisyrinchium* и *Iris*. В трибе *Irideae* достаточно четко выделяются подтрибы *Iridineae*, *Maricineae*, *Tigridineae*. Взаимоотношения родов внутри подсем. *Ixioideae* остались неясными.

Считаю возможным включить род *Synnotia* в род *Sparaxis*, но есть все основания считать, что сохранение рода *Freesia* — не дань традиции, а систематически обоснованное решение.

Две морфогенетические тенденции в структуре семени, выявленные у ирисовых, указывают на активную эволюцию семейства, а также прогрессивное развитие эволюционной линии родства семейств *Melanthiaceae*, *Colchicaceae*, *Iridaceae*, *Alstroemeriaceae* (Оганезова, 1984а,б, 1989, 1990). При этом становятся еще более очевидными специфика структуры семени представителей сем. *Liliaceae* s. str. (Оганезова, 1980) и обособленное положение собственно лилейных в порядке *Liliales*, не раз отмеченное в новейших работах систематиков.

Интересно отметить, что в обоих выделенных мной надпорядках — *Lilianae* и *Asparaganae* sensu Oganezowa (Оганезова, 1989) можно наблюдать параллельные явления в эволюции структуры семени, а именно, редукционные процессы в спермодерме. Но есть коренные различия. В надпорядке *Asparaganae* это стратегия всего процесса морфогенетической эволюции семени, тогда как в надпорядке *Lilianae* это только намечаемая тенденция. Вероятно, это можно считать еще одним аргументом в пользу необходимости признания 2 намеченных групп родства, достаточно давно разошедшихся в эволюции, — надпорядков *Lilianae* и *Asparaganae* sensu Oganezowa, 1989.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 23. № 5. С. 487—496.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плодовой и семенной оболочек некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой семейства // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 6. С. 772—781.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плодовой и семенной оболочек некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой семейства // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 10. С. 1317—1327.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Оганезова Г. Г. Особенности структуры плода и семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 615—630.

Оганезова Г. Г. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 1991. Вып. 13. С. 157—190.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Оганезова Г. Г. К вопросу о систематическом положении семейств *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae* и *Taccaceae* (по данным структуры семени) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 12—25.

Оганезова Г. Г. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaceae*. I. Подсемейства *Nivenioideae* и *Iridoideae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 14—29.

Сагателян А. А. Географический анализ флоры Мегринского района Армянской ССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 650—662.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение трибы *Ixieae* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1657—1668.

Black J. M. Flora of South Australia. Adelaide, 1943. Pt 1. 521 p.

Bowles E. A. A handbook of Crocus and Colchicum. London, 1924. 184 p.

Cooke D. A. Iridaceae // Flora of Australia. Canberra, 1986. Vol. 46. P. 1—67.

Dahlgren R. M., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Berlin etc., 1985. 520 p.

Dyer R. A. Babiana hypogea, *Gladiolus nerineoides* // The flowering plants of Africa. London, 1945—1946. Vol. 25. P. 962, 994.

Feinbrun N. The genus *Crocus* in Israel and neighbouring countries // Kew Bull. 1957. Vol. 12. N 2. P. 270—286.

Goldblatt P. The genus *Sparaxis* // J. South Afr. Bot. 1969. Vol. 35. N 4. P. 219—252.

Goldblatt P. Cytological and morphological studies in the Southern African *Iridaceae* // J. South Afr. Bot. 1971. Vol. 37. N 4. P. 317—460.

Goldblatt P. Systematics of *Freesia* Klatt (*Iridaceae*) // J. South Afr. Bot. 1982a. Vol. 48. N 1. P. 39—91.

Goldblatt P. Notes on *Geissorhiza* (*Iridaceae*): the species in Madagascar // Ann. Missouri Bot. Gard. 1982b. Vol. 69. N 2. P. 379—381.

Goldblatt P. Corm morphology in *Hesperantha* (*Iridaceae—Ixioideae*) and a proposed infragenetic taxonomy // Ann. Missouri Bot. Gard. 1982c. Vol. 69. N 2. P. 370—378.

Goldblatt P. A revision of *Hesperantha* (*Iridaceae*) in the winter rainfall area of Southern Africa // J. South Afr. Bot. 1984a. Vol. 50. N 1. P. 15—141.

Goldblatt P. New taxa and notes of Southern African *Gladiolus* (*Iridaceae*) // J. South Afr. Bot. 1984b. Vol. 50. N 4. P. 449—459.

Goldblatt P. Systematics of the Southern African genus *Geissorhiza* (*Iridaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 72. N 2. P. 277—447.

Goldblatt P. Systematics of *Lapeirousia* (*Iridaceae—Ixioideae*) in Tropical Africa // Ann. Missouri Bot. Gard. 1990a. Vol. 77. N 3. P. 430—484.

Goldblatt P. Phylogeny and classification of *Iridaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1990b. Vol. 77. N 4. P. 607—627.

Goldblatt P. Status of the Southern African *Anapalina* and *Antholyza* (*Iridaceae*), genera based solely on characters for bird pollination, and a new species of *Tritoniopsis* // J. South Afr. Bot. 1990c. Vol. 56. P. 577—582.

Goldblatt P. An overview of the systematics, phylogeny and biology of the African *Iridaceae* // Bolus Herbariorum. 1991. Vol. 13. P. 1—74.

Goldblatt P. Phylogenetic analysis of the South African genus *Sparaxis* (including *Synnotia*) (*Iridaceae—Ixioideae*), with two new species and a review of the genus // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. N 1. P. 143—159.

Goldblatt P., Vos M. P. de. The reduction of *Oenostachys*, *Homoglossum* and *Anomalesia*, putative sunbird pollinated genera, in *Gladiolus* (*Iridaceae—Ixioideae*) // Adansonia. 1989. Vol. 11. P. 417—428.

Goldblatt P., Manning J. C. Leaf and corm tunic structure in *Lapeirousia* (*Iridaceae—Ixioideae*) in relation to phylogeny and infrageneric classification // Ann. Missouri Bot. Gard. 1990a. Vol. 77. N 1. P. 141—150.

Goldblatt P., Manning J. C. The Madagascarian *Geissorhiza ambongensis* transferred to *Crocosmia* (*Iridaceae—Ixioideae*) // Adansonia. 1990b. Vol. 12. P. 59—64.

Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Pollination biology of *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (*Iridaceae*) in Southern Africa // Ann. Missouri Bot. Gard. 1995. Vol. 82. N 4. P. 517—534.

Goldblatt P., Masahiro T., Razzag Z. A. Chromosome cytology in tropical African *Gladiolus* (*Iridaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 2. P. 461—470.

Goldblatt P., Takei M. Chromosome cytology of the African genus *Lapeirousia* (*Iridaceae—Ixioideae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 4. P. 961—973.

Hamilton A. P. Genus *Gladiolus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 101—102.

Hillard O. M., Burtt B. L. Notes on some plants of Southern Africa, chiefly from Natal: 3. *Iridaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1979. Vol. 37. N 2. P. 285—325.

Hillard O. M., Burtt B. L. Hesperantha (*Iridaceae*) in Natal and nearby // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1986. Vol. 43. N 3. P. 407—438.

Hillard O. M., Burtt B. L. Notes on some plants of Southern Africa, chiefly from Natal: XIV // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1988. Vol. 45. N 1. P. 78—82.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mit Bot. Staats. München, 1969. Bd 8. S. 219—538.

Kit Tan, Edmondson J. R. Genus *Gladiolus* L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 441—450.

Lewis G. J. Eight new *Iridaceae* from the Cape Province // J. South Afr. Bot. 1938. Vol. 4. N 1. P. 1—11.

Lewis G. J. Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African *Iridaceae* // Ann. South Afr. Mus. 1954. Vol. 40. N 1. P. 15—113.

Lewis G. J., Obermeyer A. A., Barnard T. T. A revision of the South African species of *Gladiolus* // J. South Afr. Bot. 1972. Suppl. 10. P. 1—316.

Marais W. Genus *Romulea* Maratti // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 99—100.

Marais W. Romulea Maratti // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 438—441.

Marais W. New taxa in East African *Dierama* (*Iridaceae*) // Notes Roy Bot. Gard. Edinburgh, 1988. Vol. 45. N 1. P. 105.

Mathew B. Crocus sativus and allies (*Iridaceae*) // Plant Syst. Evol. 1977. Vol. 128. N 1—2. P. 89—105.

Mathew B. Genus *Crocus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 92—99.

Mathew B. Crocus L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 413—438.

Pax F. Iridaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Tl. 2. Abt. 5. S. 137—157.

Rudall P. Leaf anatomy in *Tigridieae* (*Iridaceae*) // Plant Syst. Evol. 1991. Vol. 175. N 1. P. 1—10.

Rudall P., Goldblatt P. Leaf anatomy and phylogeny of *Ixioideae* (*Iridaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 106. P. 329—345.

Rudall P., Mathew B. Leaf anatomy in *Crocus* (*Iridaceae*) // Kew Bul. 1990. Vol. 45. N 3. P. 535—544.

Rudall P., Owens S. J., Kenton A. Y. Embryology and breeding systems in *Crocus* (*Iridaceae*) — a study of chromosome variation // Pl. Syst. Evol. 1984. Vol. 148. P. 119—134.

Thorne R. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. N 2. P. 365—389.

Valentine D. H. Genus *Freesia* Eck. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 92.

Vos M. P. de. The African genus *Tritonia* Ker-Gawl. (*Iridaceae*). Pt. 1 // J. South Afr. Bot. 1982. Vol. 48. N 1. P. 105—163.

Vos M. P. de. The African genus *Crocosmia* Planchon // J. South Afr. Bot. 1984. Vol. 50. N 3. P. 463—502.

Wagner W., Goldblatt P. A survey of seed surface morphology in *Hesperantha* (*Iridaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 1. P. 181—190.

Williams C. A., Harborne J. B., Goldblatt P. Correlation between phenolic patterns and tribal classification in the family *Iridaceae* // Phytochemistry. 1986. Vol. 25. N 9. P. 2135—2154.

Институт ботаники НАН РА
Ереван

Получено 8 II 1994

SUMMARY

The studies of seed structure in *Ixioideae* showed the new for the *Iridaceae* morphogenetic tendency to the reduction of seed coat; based on it only two subfamilies: the subfamily *Iridaceae* with the tribes *Nivenioideqe*, *Sisyrinchieae*, *Irideae* and subfamily *Ixioideae* (leaving aside the genera *Isophysis* and *Geosiris*). This seed character suggests the line of evolutionary affinities among the families *Melanthiaceae*, *Colchicaceae*, *Iridaceae*, *Alstromeriaceae* and isolated position of the *Liliaceae* s. str. within the *Liliales*. Seed structure indicate that the genus *Synnotia* should be included in the genus *Sparaxis* and the genus *Freesia* should be presented.

УДК 581.524.31

© Ю. И. Самойлов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ФИТОГЕННЫХ ПОЛЯХ ОДИНОЧНЫХ ДЕРЕВЬЕВ НА ЛУГАХ

YU. I. SAMOYLOV. DYNAMICAL FEATURES OF HERBACEOUS COVER IN PHYTOGENIC FIELDS OF SOLITARY TREES ON MEADOWS

Процесс формирования фитоценотических систем «дерево—напочвенный покров» (кономов) предлагается разделить на 3 стадии: инициальную, молодую и зрелую. Динамика травяного покрова изучалась на 6 постоянных участках, которые были описаны дважды с интервалом 5—10 лет. Исследовались молодые кономы, образованные сосной, и зрелые, образованные дубом и липой. Охарактеризована зависимость изменений покрытия и встречаемости около 40 видов трав от напряженности фитогенного поля деревьев. Показано, что в молодых кономах сукцессия наиболее активно идет близ ствола, а в зрелых — на периферии подкроновой зоны.

Пространственную структуру фитогенных полей нельзя рассматривать вне динамики, поскольку она формируется постепенно, претерпевая в ходе онтогенеза растения-эдификатора значительные изменения. Эти изменения обусловлены увеличением напряженности фитогенного поля, т. е. интегрального средообразующего воздействия эдификатора, которое связано с размерами его особей. В лесных сообществах установлено, что на одинаковом расстоянии от стволов деревьев (центра поля) напряженность является функцией диаметра ствола (Котов, 1982, 1983; Маслов, 1989; Ястребов, Лычаная, 1993). Поскольку диаметр ствола зависит от возраста и виталитета дерева, напряженность поля можно представить и как функцию возраста.

Однако это только одна сторона временны́х изменений, характеризующая их чисто количественно. Для содержательного анализа динамических процессов необходимо проследить, какие стадии проходит растительность за время существования фитогенного поля, как меняется ее состав и строение в связи с изменением характера средообразования эдификатора. Изменения начинаются от центра и распространяются к периферии вслед за радиальным разрастанием кроны и корневой системы, поэтому радиально-кольцевая структура фитогенного поля является временно́й — ее пояса разновозрастны, они представляют собой разные стадии сукцессии. Качественные преобразования подчиненной растительности наиболее отчетливо проявляются при отсутствии наложения фитогенных полей, в кономах (Ипатов, 1971), когда можно наблюдать ход сукцессии фоновой растительности в течение всего периода развития, начиная с поселения особей эдификатора. Стадии формирования фитогенных полей подробно описаны для ели Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. в парковидных ельниках Тянь-Шаня (Серебряков, 1945; Кожевникова, 1982, 1986; Кошкарева, 1987). Имеются данные о динамике фитогенных полей фисташки *Pistacea vera* L. (Левичев, 1975; Чертов, Друзина, 1986) и черного саксаула *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (Каплин, Кандалова, 1975). Данные о формировании полей влияния трав и кустарничков более фрагментарны. Относительно подробно вопросы динамики обсуждаются в немногих работах (Самойлов, Тархова, 1989; Частухина, 1991).

По результатам опубликованных исследований, в той или иной степени затрагивающих динамические аспекты, и наших наблюдений можно констатировать следующее.

Средообразующее воздействие эдификатора качественно неоднородно не только в пространстве, но и во времени. На 1-й стадии формирования поля воздействия дерева или кустарника наиболее существенно изменяется световой режим и в связи с этим вторичные элементы микроклимата (температура и влажность воздуха). Трансформация этих факторов проявляется эксцентрично относительно ствола и, соответственно, растительность реагирует на нее в северном и прилегающих секторах. Реакция сводится к морфологическим адаптациям: увеличивается высота травостоя, длина листьев (этиоляция), листовые пластинки приобретают упорядоченную ориентацию, перпендикулярную максимальному (боковому) световому потоку. Флористический состав меняется мало.

2-я стадия характеризуется усилением роли эдификатора в круговороте вещества и энергии: накапливается опад, образуется подстилка, увеличивается корневая конкуренция с растениями нижнего яруса, уменьшается физиологически активная радиация (ФАР). Одновременно возрастает трансформация микроклимата. Площадь фитогенного поля увеличивается и возникает его дифференциация на приствольную часть и 2 полукольца — северное и южное. На этой стадии видоспецифичность воздействия эдификатора проявляется более определенно. Химический состав и масса опада, потребление воды, форма и сквозистость кроны, морфология корневой системы — все эти особенности эдификатора сказываются на степени и направлении изменений растительного покрова, которые уже затрагивают флористический состав. Многие виды выпадают, покров изреживается. Вокруг ствола появляются виды, не свойственные фоновой растительности.

На 3-й стадии роль трансформации почвенных характеристик становится ведущей на всей площади подкронового пространства. Образуется подстилка, разрушается дернина, изменяются морфология почвенных горизонтов, физико-химические свойства почвы, режим увлажнения. Градиенты этих изменений среды ориентированы радиально, от ствола к периферии, и примерно одинаковы по всем направлениям. Соответственно и растительность можно расчленить на зоны, расположенные концентрически вокруг ствола. Влияние затенения и фитоклимата отступает на второй план и проявляется главным образом в области проекции края кроны и за ее пределами в северной половине фитогенного поля.

С наступлением 3-й стадии в центре конома (около ствола) начинает формироваться сообщество, адаптированное к измененным эдификатором условиям среды. На ее завершающем этапе индексы отличия растительности пристволовой зоны от исходной (фоновой) приближаются к максимуму: например, нормированное евклидово расстояние достигает 0.85—0.90(1.0). В зависимости от мощности эдификатора и условий среды радиус пристволовой зоны составляет от 0.3 радиуса кроны (кономы дуба на лугах; Самойлов, Тархова, 1993) до 0.8—0.9. В последнем случае «пристволовая» зона занимает все подкроновое пространство как, например, в кономах фисташки (Левичев, 1975; Чертов, Друзина, 1986) и черного саксаула (Каплин, Кандалова, 1975).

В дальнейшем пик сукцессионных изменений сдвигается к краю кроны и, по мере увеличения радиуса кроны, перемещается вслед за ней.

Вышесказанное представляет собой самую общую схему сукцессии растительности нижних ярусов, основанную на материалах изучения фитогенных полей эдификаторов разного возраста, т. е. на временных рядах, построенных по одномоментным наблюдениям. Это неизбежно, поскольку образование сформированного (зрелого) конома требует многих (5—7) десятилетий (Кожевникова, 1986; Чертов, Друзина, 1986) и лишь изредка происходит за 15—20 лет (Каплин, Кандалова, 1975). Однако для выявления краткосрочных изменений гораздо более надежным является метод постоянных площадок. Непосредственное сравнение разногодичных состояний растительности в одних и тех же точках снимает неопределенность, обусловленную экотопической и случайной составляющими суммарной дисперсии, которые при коротких временных интервалах могут замаскировать и исказить динамические явления.

В настоящей работе изложены результаты сравнительного анализа разновременных описаний фитогенных полей деревьев, выполненных на постоянных участках. Следует отметить, что в данном случае повторные, с интервалом в несколько лет, наблюдения позволяют зафиксировать не только моменты флуктуационного цикла, но и фазы направленных изменений. В различных частях фитогенного поля растительность находится на разных, протекающих с неодинаковой скоростью, стадиях сукцессии. Средообразующее воздействие деревьев ускоряет изменения растительности и векторизует их, тогда как в динамике фоновой растительности преобладает флуктуационная составляющая. Можно ожидать, что суммарные изменения, вызванные флуктуациями за период между наблюдениями, будут слабее, чем сукцессионные. Поэтому сравнение изменений «фона» с изменениями зон фитогенного поля расширяет возможности идентификации этих процессов за короткие отрезки времени.

Основная задача данной работы — исследовать временны́е изменения структуры фитогенных полей одиночных деревьев. Решению этой задачи предшествовал анализ изменчивости участия в травяном покрове отдельных видов и ее зависимости от степени воздействия деревьев, результаты которого изложены в настоящей публикации. Влияние изменений травяного покрова на структуру фитогенных полей будет рассмотрено во втором сообщении.

Объекты и методика

Материалы для данной работы собраны в среднем течении р. Луги (Ленинградская обл.), где среди лугов сегментно-гривистой поймы встречаются одиночные деревья широколиственных пород. Фитогенные поля, образованные этими деревьями, изучались нами с 1970 г. (Самойлов, 1983, 1986). Позднее, в связи с нерегулярным сенокошением, краткопоемные песчаные местообитания начали зарастать сосной *Pinus sylvestris* L. (Самойлов, Тархова, 1993). Для исследования временных изменений использовали те объекты (участки), которые были зафиксированы на местности. В 1992 г. мы повторили описания участков в фитогенных полях дуба *Quercus robur* L. (участок (уч.) 1; 8×24 площадки по 0.25 м²), липы *Tilia cordata* Mill. (уч. 2; 10×20 площадок по 0.25 м²) и сосны (уч. 5; 10×17 площадок по 0.1 м²), первичные наблюдения на которых проводились в 1984 г.[1] Кроме того, были повторно описаны участки фитогенного поля дуба (уч. 3; 4×30 площадок по 0.1 м²; первичные описания в 1982 г.) и двух изолированных сосен (участки 6 и 7) в смыкающемся сосняке (12×17 и 9×19 площадок по 0.1 м²; первичные описания в 1987 г.). Нумерация участков соответствует номерам, под которыми они фигурируют в предыдущей статье (Самойлов, Тархова, 1993). Размеры деревьев-эдификаторов приведены в табл. 1.

Участки 1, 2, а также 6 и 7 расположены в одном и том же сегменте поймы, первые (с дубом и липой) — на плоской гриве, последние (с молодыми соснами) — на прирусловом плато. Все они весьма краткопоемны, имеют песчаные почвы, но 2 последних занимают более сухое местоположение. Фоновые луга относятся к классу псаммофитно-пустошных лугов по классификации К. А. Куркина (Куркин, Ярошенко, 1992). Луговые сообщества на гриве отличаются значительным участием таких видов, как *Agrostis tenuis* Sibth., *Nardus stricta* L., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Festuca ovina* L., *Hieracium pilosella* L., *Carex ericetorum* Poll. На лугах борового плато господствуют полевица тонкая и смолка (*Viscaria vulgaris* Bernh), но наряду с олиготрофами (*Hieracium pilosella, Artemisia campestris* L., *Dianthus deltoides* L.) характерны луговые мезофиты (*Briza media* L., *Poa pratensis* L., *Leontodon hispidus* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult.) и небольшие вкрапления лесных мхов (чаще — *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.).

К тому же классу лугов принадлежит уч. 5, расположенный в притеррасье на сухой гриве, зарастающей соснами. Высокое покрытие мхов, из которых доминирует

[1] Описания в 1984 и 1992 гг. выполнены Т. Н. Тарховой и Л. А. Добрецовой, за что автор выражает им искреннюю благодарность.

ТАБЛИЦА 1

Характеристики деревьев-эдификаторов

№ участка	Виды	Возраст, лет	Высота, м	Нижний уровень кроны, м	Средний радиус кроны, м
1	*Quercus robur*	70—90*	15	2.0—2.5	6.5/7.0
2	*Tilia cordata*	40—50*	12	1.5—2.0	3.8/4.2
3	*Quercus robur*	70—90*	16	2.5—3.5	6.0/6.6
5	*Pinus sylvestris*	18/26	5.0/7.8	0.5—1.0	1.5/2.5
6	*P. sylvestris*	11/16	4.3/6.0	0.3/0.5	1.3/2.0
7	*P. sylvestris*	11/16	3.8/6.5	0.5/1.0	0.9/1.8

Примечание. * — возраст указан приблизительно. Косой чертой разделены значения показателей в год первого описания и в 1992 г.

ТАБЛИЦА 2

Экологические оценки постоянных участков в годы описаний по шкалам Л. Г. Раменского и H. Ellenberg

№ участка	Годы описаний, 1-й и 2-й сроки	Увлажнение				Богатство почвы			
		открытый луг		под кроной		открытый луг		под кроной	
		сроки описаний							
		1	2	1	2	1	2	1	2
1	1984, 1992	62.2/4.0	62.4/4.2	65.2/4.6	66.0/4.8	9.2/2.9	9.6/3.1	11.1/4.0	11.7/4.3
2	1984, 1992	63.4/4.4	63.8/4.4	66.6/4.7	66.8/5.0	10.1/3.4	10.1/3.4	12.0/4.8	11.8/4.8
3	1982, 1992	65.6/5.0	65.0/5.1	70.0/5.3	71.0/5.6	10.5/4.0	11.2/4.4	13.5/6.4	12.6/6.6
5	1984, 1992	59.7/3.3	61.0/3.7	62.4/3.8	63.2/3.7	10.0/2.2	9.7/2.4	9.9/2.7	10.2/2.9
6	1987, 1992	61.2/3.7	61.7/3.8	60.6/3.7	61.7/4.1	9.4/3.0	9.9/3.2	10.3/2.9	10.3/3.1
7	1987, 1992	61.8/4.2	61.6/4.1	62.4/4.5	62.0/4.4	9.5/2.7	10.5/3.0	9.7/3.0	10.3/3.0

Примечание. В числителе приведены оценки по шкалам У в БЗ (Раменский и др., 1956), в знаменателе — по шкалам F и N (Ellenberg, 1974).

Thuidium abietinum Brid., обилие *Agrostis tenuis, Poa pratensis, Festuca rubra* L. при участии псаммофитно-пустошных видов (*Hieracium pilosella, Lerchenfeldia flexuosa, Artemisia campestris* и др.) позволяет отнести этот луг к тонкополевицево-туидиево-волосистоястребинковому типу (Куркин, Ярошенко, 1992).

Уч. 3, который находится на гриве центральной поймы в условиях средней поемности, по составу луговой растительности существенно отличается от остальных. В 1992 г. на лугу доминировали *Agrostis tenuis, Festuca rubra, Dactylis glomerata* L., *Centaurea jacea* L. и *Galium album* Mill., тогда как в 80-е годы — *Briza media, Festuca rubra, Leontodon hispidus, Trifolium montanum* L. (Самойлов, 1986).

Экологические различия между участками и характер изменения индикационных оценок за период наблюдений показаны в табл. 2. Данные этой таблицы позволяют

судить также и о степени эдификаторного воздействия деревьев, которое отчетливо проявляется в фитогенных полях широколиственных пород и практически не ощутимо под кронами сосен.

Таким образом, имеющиеся материалы представляют собой 2-кратные геоботанические описания 6 участков, сделанные с интервалом от 5 до 10 лет по одинаковой методике. Задача обработки этих описаний сводилась к сравнительной оценке изменений степени участия видов травяного покрова в структуре растительности кономов.

Для сравнения разногодичных состояний были применены компонентный анализ с предварительной трансформацией значений проективных покрытий (по программе KARTA; Ястребов, 1991) и графическое сопоставление факторных нагрузок видов (Андреев, Решетников, 1978). Использовалось также прямое поплощадное сравнение проективного покрытия и встречаемости видов в разные годы, необходимое для интерпретации результатов компонентного анализа.

В качестве меры изменений растительности выбрано евклидово расстояние между ее состояниями в разные годы на одних и тех же площадках. Чтобы получить сопоставимые результаты при сравнении описаний, сильно различающихся по числу видов, общему покрытию, степени доминирования, и выявить в кономах зоны (пояса) высокой и низкой изменчивости, мы прибегли к нормированию значений проективного покрытия, преобразовав их по формуле:

$$C_j' = C_j / \sqrt{\sum_{j=1}^{n} C_j^2}\ ,$$

где C_j — проективное покрытие j-го вида в описании (Orloci, 1967).

Дополнительная характеристика динамики получена по расстояниям в многомерном евклидовом пространстве, осями которого были не отдельные виды, а экологические группы. Проективное покрытие каждой группы равно сумме покрытий видов, имеющих одинаковый балл по какой-либо экологической шкале. Мы проводили группировку по фактору трофности почвы, имеющему наивысшие градиенты в фитогенных полях широколиственных пород (Самойлов, Тархова, 1993), с использованием таблиц E. Landolt (1977) и H. Ellenberg (1974).

Результаты и обсуждение

Описание участков по сетке мелких площадок позволяет не только определить изменение среднего покрытия и встречаемости видов, но и, сравнивая размещение каждого вида по площади в разные годы, выявить связь изменений с биологией вида и их зависимость от напряженности фитогенных полей деревьев. Последняя представляется особенно существенной, поскольку градиент напряженности организует нижние ярусы конома, и динамика их подчинена воздействию эдификатора, этот коном создающего. Временны́е изменения состава и строения нижних ярусов не нарушают радиально-поясной структуры сформированных кономов, хотя амплитуда изменчивости отдельных видов может быть широкой. Очевидно, такое сочетание устойчивости структуры с непостоянством обилия видов возможно в том случае, если изменения не затрагивают основных эколого-ценотических характеристик поясов (зон). Так, растительный покров центральной зоны в любой момент своего существования сохраняет высокий индекс доминирования и преобладание относительно евтрофных видов. В зоне проекции края кроны остается постоянным сочетание евтрофных подкроновых с мезотрофными или мезоолиготрофными луговыми травами. Однако при этом возможны разногодичные колебания ширины зон, изменения степени их выраженности, нестабильность флористического состава.

Исходя из сказанного, наиболее показательным аспектом динамики растительности кономов мы считали изменение положения видов вдоль градиента фитогенного поля, включающее смещения зон высокого обилия (или высокой встречаемости) и изменение ширины области, где вид присутствует, т. е. возрастание или снижение локализации вида в пределах конома. И сдвиг зоны обилия, и изменение степени

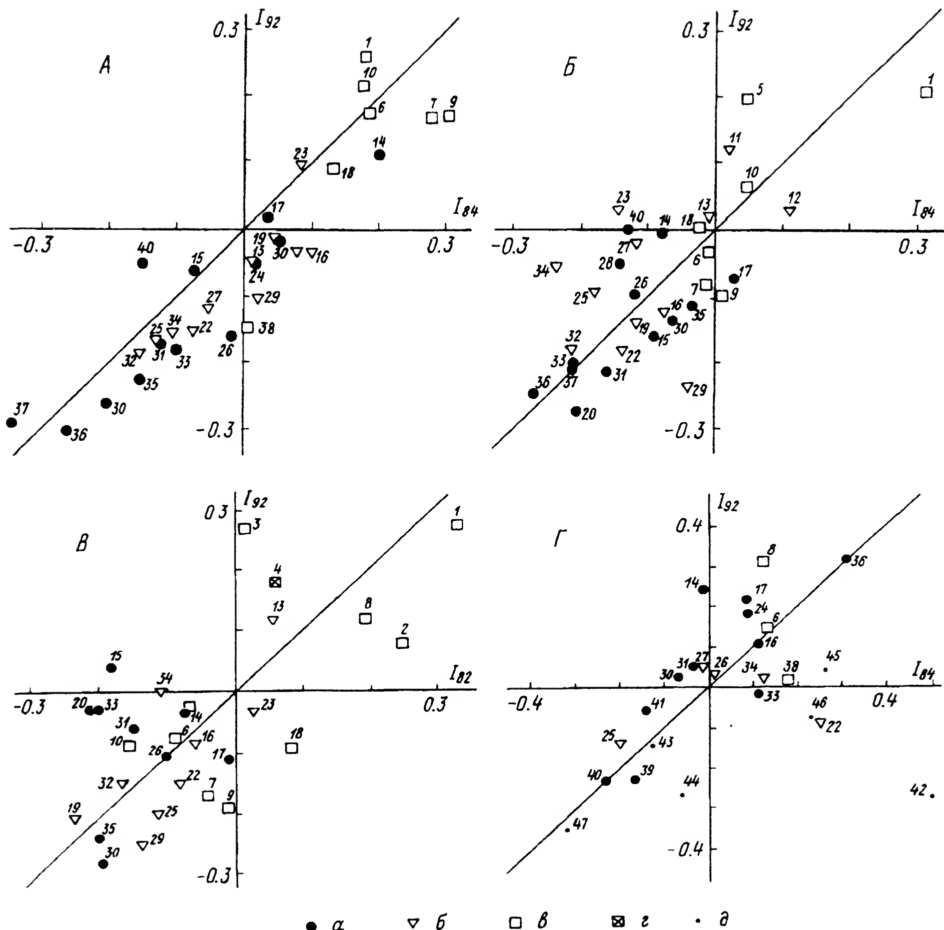


Рис. 1. Графическое изображение соответствия нагрузок основных видов на 1-ю ось главных компонент в разные годы (I_{84}, I_{82} — по матрице 1984 (82) г., I_{92} — по матрице 1992 г.).

Участки: *А* — 1, *Б* — 2, *В* — 3, *Г* — 5. *а—г* — обозначения видов согласно их баллу по шкале трофности Landolt (*а* — 2, *б* — 3, *в* — 4, *г* — 5), *д* — экологическая оценка не дана. Номера около значков соответствуют: *1—37* — номерам видов в табл. 3, *38* — *Veronica chamaedrys*, *39* — *Artemisia campestris*, *40* — *Hieracium pilosella*, *41* — *Sedum acre*, *42* — *Bryum* sp., *43* — *Brachythecium* sp., *44* — *Climacium dendroides*, *45* — *Dicranum bonjeanii*, *46* — *Rhytidiadelphus squarrosus*, *47* — *Thuidium abietinum*.

локализации могут приводить к увеличению или уменьшению корреляции с напряженностью фитогенного поля, которой соответствует 1-я главная компонента (Самойлов, Тархова, 1993). Это дает возможность для первичного анализа временны́х сдвигов сравнить нагрузки видов на 1-ю ось главных компонент в первый и второй сроки наблюдений. Как уже упоминалось, такое сравнение можно осуществить, применив графический метод В. Л. Андреева (Андреев, Решетников, 1978). В системе прямоугольных координат, представляющих первые главные компоненты матриц первого и второго сроков описаний, откладывают нагрузки видов. Если изменений не было, или произошли согласованные изменения обилия вида на всем отрезке градиента фитогенного поля, где он присутствует, то соответствующая точка ляжет на прямую, расположенную под углом 45° к осям. При любом другом изменении размещения видов точки ложатся вне этой прямой, выше или ниже ее. Благодаря своей наглядности метод позволяет оценить общую картину поведения всей совокупности видов и сравнить направление изменений отдельных видов на разных участках.

Графическое сопоставление нагрузок видов на 1-ю ось главных компонент (ГК) в разные годы приведено на рис. 1, где объединены данные по трем зрелым кономам и молодому коному. Предварительно все описания были подвергнуты преобразованиям: произведено пространственное сглаживание проективных покрытий, перевод их значений в относительные (делением на общее покрытие) с пересчетом в баллы шкалы господства В. С. Ипатова (Ястребов, 1991). Это обеспечило сравнимость с ранее опубликованными результатами компонентного анализа первичных описаний тех же участков (Самойлов, Тархова, 1993).

Прежде всего рис. 1 показывает, что, за редким исключением, нагрузки видов изменились, причем на разных участках в различной степени. Рассмотрим на нескольких примерах, чем вызваны эти изменения.

Положительные нагрузки на 1-ю ось главных компонент имеют виды, тяготеющие к центральной части конома, где напряженность фитогенного поля высока, отрицательные — преимущественно луговые виды, обильные на периферии конома и на открытых лугах. В первой группе выделяется пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski, нагрузки которого на 1-ю ось ГК повсюду максимальны (рис. 1). Изменения проективного покрытия пырея в трех кономах представлены на рис. 2. Во всех случаях пырей за период между описаниями расселился по площади, и радиус занимаемой им области увеличился (на участках 2 и 3 — вдвое). Различие между кономами состоит в том, что на уч. 1 проективное покрытие пырея возросло пропорционально исходному на всем протяжении приствольной зоны, тогда как в двух других кономах покрытие близ ствола существенно снизилось, а на периферии кроны увеличилось, т. е. произошло выравнивание обилий с перемещением максимума под середину кроны. В итоге к 1992 г. приуроченность пырея к центру конома на уч. 1 усилилась, а на участках 2 и 3 — ослабела. Соответственно изменились нагрузки этого вида на 1-ю главную компоненту (рис. 1).

Существенные перемены произошли и с другими видами, первоначально формировавшими приствольные группировки. Одни из них сильно разрослись, но сохранили приуроченность к центру конома (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm, *Urtica dioica* L. на уч. 3, *Geum urbanum* L. на уч. 2). Другие — *Alopecurus pratensis* L., *Geranium pratense* L. на уч. 3, *Galium boreale* L. на уч. 1 — распространились по всем зонам, включая открытый луг, и снизили обилие близ ствола (рис. 2). У герани луговой и подмаренника северного это сопровождалось смещением их максимального обилия к границе кроны. Как видно из рис. 1, факторные нагрузки первых увеличились, вторых — уменьшились.

Интересно сравнить динамику обилия евтрофных злаков *Dactylis glomerata, Festuca pratensis* Huds. и *Phleum pratense* L. Исходно в разных кономах они занимали различное положение: на фоне бедных лугов были приурочены к обогащенным почвам подкроновой области (уч. 1) или к полосе луга у ее границы (уч. 2), в мезотрофных условиях сравнительно равномерно распределялись по всем зонам (уч. 3). Эту разницу легко проследить по результатам компонентного анализа (рис. 1). Однако за период между наблюдениями во всех кономах произошли в общем однотипные, хотя индивидуальные для каждого вида изменения. Обилие гемисциофильной ежи сборной под кронами деревьев повсюду возросло (рис. 2) и, несмотря на некоторое уменьшение ее роли на лугу уч. 3, факторные нагрузки не изменились. У гелиофильных видов овсяницы луговой и тимофеевки, напротив, в области затенения повсеместно снизилось среднее покрытие, а на участках 2 и 3 эти виды выпали из подкронового травостоя, переместившись на луг (рис. 2). Факторные нагрузки изменились таким образом, что эти виды либо примкнули к типично луговым (рис. 1, *Б, В*), либо приблизились к ним (рис. 1, *А*).

Еще значительнее изменения нагрузок пяти мезотрофных луговых видов на уч. 1. Эти виды — *Festuca rubra, Ranunculus acris* L., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh., *Agrostis tenuis* и *Centaurea jacea* — в 1984 г. имели высокую встречаемость по всему участку, причем наибольшее покрытие наблюдалось в приствольно-подкроновой части конома. Это подтверждают невысокие, но положительные нагрузки на 1-ю ось ГК. При

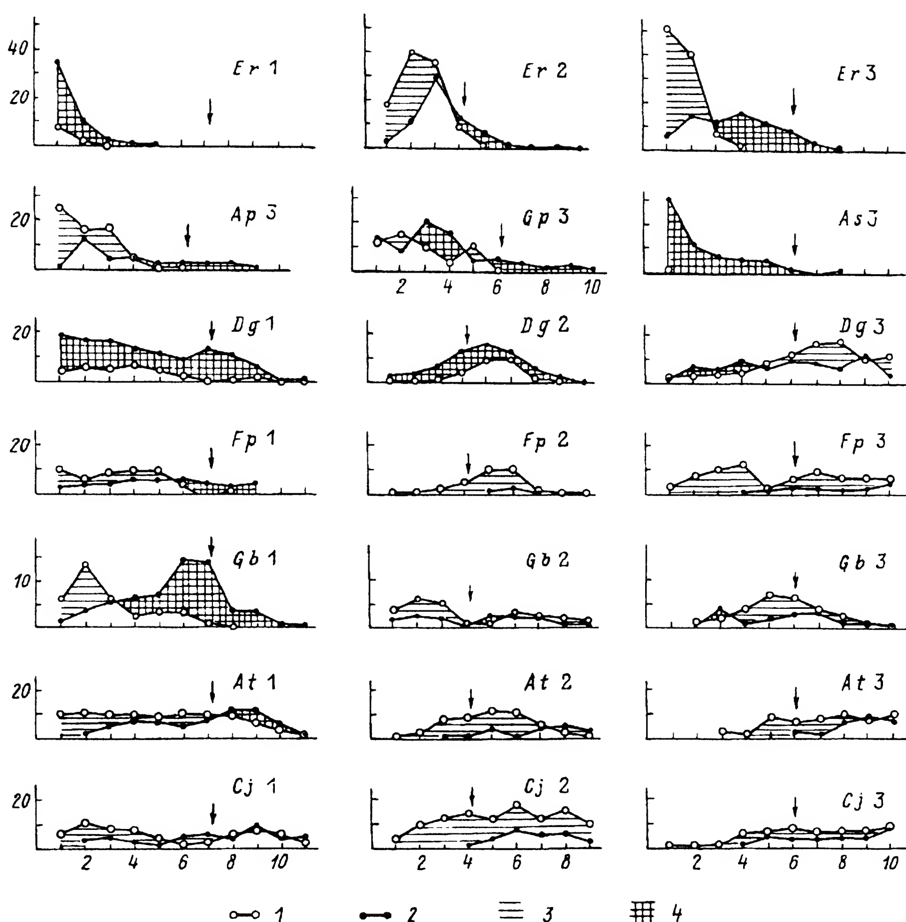


Рис. 2. Динамика проективного покрытия некоторых видов в фитогенных полях деревьев.

Проективное покрытие: *1* — в 1984(82) г., *2* — в 1992 г.; заштрихована разность (*d*) между значениями покрытия: *3* — покрытие в 1992 г. уменьшилось ($d < 0$), *4* — увеличилось ($d > 0$). Виды: *Er* — *Elytrigia repens*, *As* — *Anthriscus sylvestris*, *Ap* — *Alopecurus pratensis*, *Gp* — *Geranium pratense*, *Dg* — *Dactylis glomerata*, *Fp* — *Festuca pratensis*, *Gb* — *Galium boreale*, *At* — *Agrostis tenuis*, *Cj* — *Centaurea jacea*. Цифры после обозначения вида соответствуют номерам участков. Стрелками отмечены границы крон. По оси обсцисс — расстояние от ствола, м; по оси ординат — проективное покрытие, %.

повторном описании максимум среднего покрытия этих видов приходится уже на луг у края кроны (рис. 2). Значения нагрузок изменились на отрицательные, что свидетельствует о сближении локализации перечисленных видов с луговым мелкотравьем. Аналогично менялись приуроченность и факторные нагрузки *Poa pratensis* на уч. 2 и *Galium album* на уч. 3 (рис. 1).

Подобные изменения, характеризующиеся снижением общей встречаемости за счет выпадения видов в подкроновом пространстве, произошли с большей частью лугового олигомезотрофного и мезотрофного мелко- и низкотравья на всех участках. В тех случаях, когда выпавшие под кроной виды сохранили свои позиции на открытом лугу, их нагрузки на 1-ю ось ГК увеличились (по абсолютной величине). На уч. 1 такое увеличение, свидетельствующее о возрастании приуроченности к луговому сообществу, проявилось наиболее массово (рис. 1, *А*). Уменьшение факторных нагрузок видов этой группы обычно соответствует резкому падению встречаемости на лугу. Вид остается в немногих изолированных точках, как, например, *Anthoxanthum*

odoratum L., *Plantago lanceolata* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Stellaria graminea* L. на уч. 2 или *Briza media, Achyrophorus maculatus* (L.) Scop. и *Stellaria graminea* на уч. 3.

Таким образом, сопоставление факторных нагрузок видов в разные годы дает достаточно полную и легко интерпретируемую картину динамики распространения видов в пределах конома. Единственное обстоятельство, о котором следует напомнить — изменение структуры корреляций при непостоянстве видового состава сравниваемых описаний. Мы столкнулись с этим на уч. 3, где за 10 лет из первоначального списка выпало 20 % видов, преимущественно редких. Однако ощутимых трудностей при интерпретации из-за этого не возникло.

В то же время рассмотренные примеры подтверждают, что компонентный анализ не позволяет однозначно определить направление изменений показателей обилия. Чтобы дать более полное представление о динамике травяного покрова кономов, необходимо охарактеризовать изменения видов (видовых популяций) по двум параметрам: встречаемости и проективному покрытию. Если среднее проективное покрытие определяется без учета «пустых» площадок, где данный вид отсутствует, то оба этих показателя независимы. Такие характеристики для 37 видов из разных эколого-ценотических групп сведены в табл. 3. В эту таблицу включено менее половины общего числа видов, зарегистрированных в трех зрелых кономах. Большая часть остальных — редкие виды с малым обилием и неопределенными динамическими тенденциями.

При построении таблицы изменения встречаемости оценивались как изменения распространения видов вдоль градиента напряженности фитогенного поля дерева. Они сводятся к 3 вариантам.

1. Вид расселился за пределы той зоны фитогенного поля, к которой он был ранее приурочен, т. е. область распространения вида расширилась. Имея в виду радиально-поясное строение конома, можно говорить об увеличении радиуса этой области.

2. Область присутствия вида сузилась за счет выпадения его в соседней зоне фитогенного поля.

3. Радиус области, где вид встречается, оставался постоянным. Сюда же относятся случаи, когда увеличение или уменьшение встречаемости происходило в границах одной и той же зоны. Этот вариант нуждается в дифференцировке, так как постоянное положение занимают и виды, узко приуроченные к определенным зонам, и виды, присутствующие на всем протяжении фитогенного поля, но по-разному изменившие обилие в различных его частях. Это вызывает смещения зоны максимального обилия и отражается на величине факторной нагрузки. Примеры таких изменений мы приводили. В табл. 3 соответствующие таким видам обозначения заключены в скобки.

Порядок видов в таблице определяли исходя из сходства их динамических тенденций. Тем не менее ясно прослеживается эколого-ценотическая упорядоченность списка: он начинается с евтрофных видов приствольной зоны, далее следуют виды, приуроченные к середине и краю подкронового пространства, и завершает таблицу большая группа мезотрофных и мезоолиготрофных мезофитов и ксеромезофитов, тяготеющих к открытым лугам. Это свидетельствует о направленности изменений растительности кономов: виды подкроновой и особенно приствольной зоны широко распространились в сторону луга, вытеснив луговые виды за границу кроны. Некоторые представители лугового мелкотравья почти полностью выпали даже на открытых лугах. В итоге за 8—10-летний период увеличилась площадь растительных группировок, формирующихся под воздействием деревьев-эдификаторов, и снизилось участие в них видов, которые отрицательно реагируют на это воздействие.

Индикационная экологическая оценка участков (табл. 2) подтверждает такое заключение. Обеспеченность подкроновой растительности азотом несколько увеличилась. Однако в такой же мере увеличилась трофность примыкающих лугов, что заставляет искать причину, не связанную со средообразующим воздействием деревьев.

ТАБЛИЦА 3

Динамика проективного покрытия и характера локализации основных видов в сформированных кономах

№ п/п	Виды	Изменение радиуса области присутствия								
		увеличение			постоянство			уменьшение		
		номера участков								
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
1	*Elytrigia repens*	+	–	–						
2	*Alopecurus pratensis*			— —	0	0				
3	*Anthriscus sylvestris*			+	0	0				
4	*Urtica dioica*			+	0	0				
5	*Geum urbanum*		+	+	0					
6	*Dactylis glomerata*				+	+	(±)			
7	*Phleum pratense*	±				±	(— —)			
8	*Geranium pratense*			(±)	0	0				
9	*Festuca pratensis*	±							— —	— —
10	*Deschampsia cespitosa*				+	+				–
11	*Brachipodium pinnatum*		+		0		0			
12	*Calamagrostis epigeios*		+		0		0			
13	*Trifolium medium*	+	+	+						
14	*Galium boreale*	(±)				(–)	–			
15	*Convallaria majalis*				+	=				–
16	*Festuca rubra*				(–)	(— —)	–			
17	*Poa pratensis*				(±)	(— —)				–
18	*Galium album*				(+)	+	(±)			
19	*Alchemilla monticola*				–	+	(— —)			
20	*Achyrophorus maculatus*					+	— —	=		
21	*Ranunculus polyanthemos*					–	(–)	=		
22	*Knautia arvensis*					–		(±)		–
23	*Equisetum pratense*		=		=					–
24	*Pimpinella saxifraga*					–		=		–
25	*Plantago lanceolata*					–		=		=
26	*Viola canina*					–		=		=
27	*Stellaria graminea*							–*	–*	–*
28	*Leucanthemum vulgare*				0				–*	–*
29	*Centaurea jacea*				(±)				— —	–
30	*Agrostis tenuis*				(±)				— —	— —
31	*Trifolium montanum*						— —	–	— —	
32	*Leontodon hispidus*							–	— —	— —
33	*Briza media*					–		— —		— —
34	*Anthoxanthum odoratum*							— —	— —	–*
35	*Potentilla erecta*		+		(+)					–
36	*Lerchenfeldia flexuosa*					–		=		–*
37	*Nardus stricta*					=	0	=		

Примечание. Знаки «+» и «++» указывают на возрастание, «–» и «— —» — на снижение, «=» — на стабильность среднего проективного покрытия вида (удвоение знака соответствует усилению изменений); «±» означает относительно стабильное среднее покрытие. При наличии противоположно направленных изменений покрытия в разных зонах конома знаки заключены в скобки. «*» — встречаемость вида резко уменьшилась (почти до нуля). 0 — отсутствие вида.

Это, по-видимому, прекращение регулярного сенокошения, результатом чего было изменение луговых сообществ в направлении евтрофикации и мезофитизации.

При сравнительном анализе изменения роли отдельных видов оказывается, что расселились в первую очередь длиннокорневищные травы — пырей ползучий, крапива двудомная, а также вейник наземный *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (на уч. 2), но наряду с ними увеличилось распространение стержнекорневого купыря, короткокорневищного лисохвоста лугового, возросла роль рыхлодерновинной ежи сборной. Всех их объединяют 2 свойства: это высокорослые нитрофильные виды. К 1992 г. они сформировали под кронами деревьев высокий травостой, усиливший дефицит света. По нашим данным, средняя за день освещенность под кронами дубов составляет 25—29, а близ стволов — 5—9 % от полной. В таких условиях, на фоне достаточной обеспеченности элементами питания, роль отдельных видов определяется их возможностями в конкуренции за свет. Высокий рост перечисленных видов обеспечивает их конкурентное преимущество перед гелиофильным мелкотравьем (Куркин, 1984), при реализации которого последнее снижает обилие и частично выпадает из состава сообществ. Иными словами, сужение зоны присутствия видов следует трактовать как пассивную реакцию на активное расселение сильных конкурентов.

Рассмотрим теперь динамику растительности молодого конома, находящегося в стадии формирования, на примере уч. 5 (коном сосны). За 8-летний период его облик сильно изменился: из-за увеличения радиуса кроны в 1.7 раза, усиления затенения и накопления хвойного опада центральная зона с изреженным травостоем расширилась, и часть видов, концентрировавшихся прежде близ ствола, была оттеснена к периферии. Смещения максимумов обилия привели к перестройке структуры корреляций. Как видно на рис. 1, *Г*, соответствие нагрузок видов на 1-ю главную компоненту в разные годы существенно ниже, чем в зрелых кономах. Изменениям подверглась прежде всего группа приствольных видов, которую на псаммофитно-пустошном лугу составляли луговые мезофиты (*Briza media, Poa pratensis, Centaurea jacea, Knautia arvensis, Galium album* и др.) и некоторые мхи (*Bryum* sp., *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Dicranum bonjeanii* De Not. ex Lisa). Через 8 лет из подкроново-приствоповых осталось неизменным размещение борового злака *Lerchenfeldia flexuosa* (хотя его встречаемость увеличилась с 8 до 15 %), эвритопной овсяницы красной (встречаемость 99 %) и ежи сборной, отмеченной на нескольких площадках. К 1992 г. в число подкроновых видов вошел подмаренник северный, усилилась приуроченность к центру конома мятлика лугового и подмаренника белого. В то же время исчез пристволовой пик обилия василька лугового и размещение его под кроной сосны стало равномерным. Еще более резко аналогичные изменения приуроченности проявили короставник и мхи (*Rhytidiadelphus squarrosus, Bryum* sp.), которые за период наблюдений выдвинулись из-под кроны на луг.

Состав группы видов, максимумы обилия которых располагались на лугу у периферии конома, оказался более устойчивым. Встречаемость всех трав и видов мохового покрова на участке снизилась примерно в 2 раза за счет их частичного выпадения в подкроновой области, но на лугу (у границы разросшейся кроны) они сохранили прежнее положение, так что корреляция обилия с расстоянием от ствола мало изменилась (или усилилась — *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr). Показателен в этом отношении *Thuidium abietinum.* Среднее проективное покрытие этого мха упало с 74 до 28 %, сократилась и область встречаемости. Однако минимум остался у ствола, и хотя зона максимального покрытия сместилась за границу кроны, это слабо отразилось на положении вида относительно 1-й оси ГК (рис. 1, *Г*).

Изложенные данные позволяют представить общий характер динамики напочвенного покрова, своего рода динамическую структуру разных стадий развития кономов. Однако рассмотрим сначала результаты сравнения разногодичных состояний площадок по расстояниям в многомерном евклидовом пространстве. Чтобы выявить различия степени изменений вдоль градиента напряженности воздействия, мы разбили участки на концентрические (относительно ствола) кольцевые полосы.

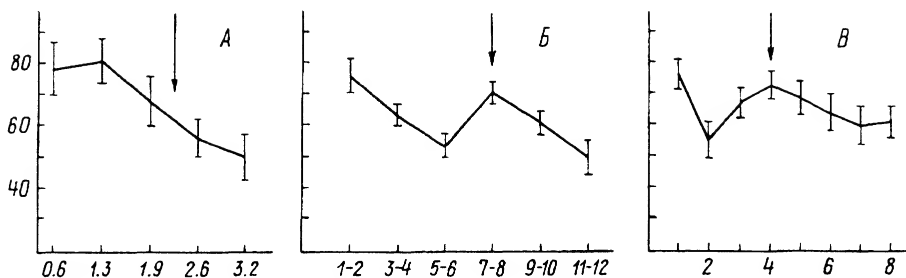


Рис. 3. Зависимость временных изменений травяного покрова от расстояния до центра фитогенного поля.

Участки: *А* — 5, *Б* — 1, *В* — 2. Длина линий с отсечками соответствует 95 %-му доверительному интервалу. Стрелками отмечены границы крон. По оси абсцисс — расстояние от ствола, м; по оси ординат — евклидовы расстояния в % от максимально возможных.

Оказалось, что амплитуда изменений в разных частях кономов неодинакова, причем взаимное расположение динамических зон зависит от стадии формирования конома. В фитогенном поле 26-летней сосны наиболее сильно изменился покров близ ствола, а в зрелых кономах дуба и липы обнаружились 2 максимума — приствольный и краевой (у проекции края кроны), разделенные областью слабых изменений (рис. 3). По своей амплитуде изменения растительности в середине подкроновой зоны зрелых кономов не отличаются от таковых на лугу, но достоверно различаются с таковыми краевой зоны. Поскольку травостой под кроной и у ее края однотипны по строению (индексам доминирования, видовому разнообразию), «всплеск» изменчивости в зоне, пролегающей вдоль края кроны, нельзя считать случайным. Его реальность подтвердилась при сравнении состояний растительности на уровне экологических групп.

Суть способа вычисления евклидовых расстояний с использованием экологических групп объяснена в методическом разделе настоящей статьи. Такой подход оправдан, если обилие большинства видов каждой группы меняется согласованно, в одном направлении. Тогда изменение суммарного покрытия группы приближается или равно сумме разниц покрытий составляющих ее видов. Подобная ситуация характерна для растительности периферии кономов и открытых лугов. Однако экологические сдвиги особенно ярко проявились только в зоне проекции края кроны,

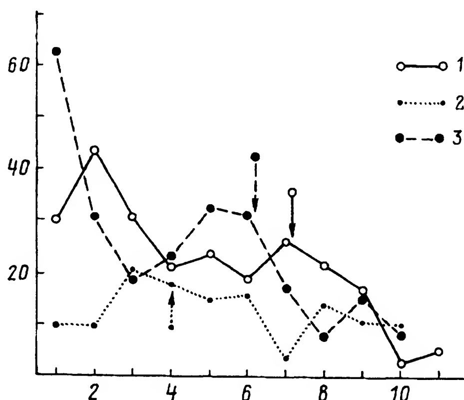


Рис. 4. Евклидовы расстояния по экологическим группам шкалы трофности Landolt между описаниями площадок в 80-е годы и в 1992 г.

1, 2, 3 — номера участков. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

где выпал целый ряд низкорослых олигомезотрофных видов при одновременном внедрении (или возрастании обилия) группы евтрофных трав. Это и отражают соответствующие пики на кривых евклидовых расстояний (рис. 4).

Проведенный анализ дает основание для суждения об особенностях динамики растительности в кономах деревьев. Очевидно, что на ранних стадиях формирования конома исходная растительность претерпевает сукцессионные изменения, наиболее интенсивные в центре и монотонно убывающие к периферии кроны. Следует заметить, что за 5 лет в молодых кономах произошли такие же (по степени выраженности) изменения растительности, как в зрелых кономах за 8—10 лет. У границы подкроновой области трансформация среды деревом-эдификатором не достигает «порога чувствительности» фонового сообщества, так что здесь, как и на лугу, изменения обратимы, т. е. имеют характер флуктуаций.

Динамическая структура сформированных кономов сложнее. Центральная (приствольная) зона, по-видимому, качественно отличается от остальных. Образовавшееся здесь растительное сообщество — результат полной деструкции исходной растительности. Оно представляет собой как бы фрагмент лесного напочвенного покрова, однако флористически неполночленно из-за удаленности соответствующего источника инспермации. Пристволъная растительность с высоким индексом доминирования, низким видовым богатством и, часто, мозаичным сложением, имеет черты молодых сообществ (Самойлов, 1983), в частности, свойственную им неустойчивость. Изменения хаотичны и определяются главным образом внутриярусными взаимоотношениями. Во внутренней (подкроновой) области идут сукцессионные процессы, но они ослаблены, так как растительный покров достиг степени трансформации, пропорциональной напряженности фитогенного поля. Увеличение средообразующей мощности эдификатора с возрастом замедляется, как и сукцессия подчиненных ярусов. Напротив, у границы кроны, на стыке подкроновых группировок и фоновой растительности, последняя, попадая в сферу воздействия эдификатора, меняется быстро. Краевая зона — это зона начальной и потому интенсивной сукцессии. Отметим, что наружная граница краевой зоны зрелого конома выходит за проекцию кроны.

Таким образом, исследование показало, что за 5—10 лет произошли существенные изменения травяного покрова как в фитогенных полях одиночных деревьев, так и на примыкающих лугах, причем степень изменений различна в разных зонах фитогенного поля.

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Анализ фенетической изменчивости географически отдаленных популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток, 1978. С. 98—110.

Ипатов В. С. Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с.

Каплин В. Г., Кандалова Г. Т. О горизонтальной структуре злаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 570—578.

Кожевникова Н. Д. Биология и экология тяньшанской ели (ценопопуляционный анализ). Фрунзе, 1982. 240 с.

Кожевникова Н. Д. Биогеоценотическая роль ели Шренка в связи с ее онтогенезом // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 138—144.

Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Кошкарева Л. Г. Средообразующее влияние ели Шренка на распределение мохового покрова // Экология, биология, география биоты горных экосистем Киргизии. Фрунзе, 1987. С. 18—30.

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 437—447.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Левичев И. Г. О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 7. С. 969—976.

Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 3. Идентификация осей фитоценотическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 89—95.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.

Самойлов Ю. И. Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба (*Quercus robur* L.) на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112—125.

Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (Ericaceae) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1279—1290.

Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 61—77.

Серебряков И. Г. Биология тяньшанской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей Алатау // Тр. бот. сада МГУ. 1945. Кн. 5. Вып. 82. С. 103—175.

Частухина С. А. Ценотические микрогруппировки в несвязном растительном покрове горных тундр плато Путорана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1570—1578.

Чертов О. Г., Друзина В. Д. Исследование фитоценотических границ по эдафическому градиенту в фисташниках Бадхыза // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1526—1535.

Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л., 1991. 200 с.

Ястребов А. Б., Лычаная Н. В. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 78—92.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Göttingen, 1974. 97 s. (Scr. geobot. Bd 9).

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich, 1977. 208 s. (Veroff. Geobot. Inst. ETH. Hf 64).

Orloci L. An agglomerative method for classification of plant communities // J. Ecology. 1967. Vol. 55. № 1. P. 193—206.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 7 III 1996

SUMMARY

Process of development of phytocoenotic system «Tree-herbaceous cover» may be divided into three stages — unitial one, young and mature. The dynamics of herbaceous cover were studied on permanent sampling plots, which were sampled twice with the interval of 5—10 years. Young phytogenic fields of pines, and mature ones of oaks and lime were investigated. The changes in the cover degree and frequency-abandance index for about 40 species along the gradient of phytogenic field intensity were described. Eutrophic and oligomesotrophic species behaved differently showing contrasting tendencies in their dynamics. Inside the young phytogenic fields the succession proceeds most actively in the centre of the field, near the trunk, while in mature fields it is more active along the edge of the undercrown zone.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263 (268.56)

© К. Л. Виноградова

ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (*CHLOROPHYTA*) БЕНТОСА ЧУКОТСКОГО МОРЯ

K. L. VINOGRADOVA. THE BENTHIC GREEN ALGAE (*CHLOROPHYTA*) OF THE CHUKCHI SEA

По результатам ревизии видового состава *Chlorophyta* во флоре Чукотского моря составлен аннотированный список, включающий в себя 15 видов, 9 из которых указываются для моря впервые. В аннотациях к видам содержатся данные по морфологии, местообитаниям, количественному развитию, местонахождения в пределах моря и характеристика ареалов.

В общей проблеме изучения морской флоры водорослей Арктики особый интерес представляют новые данные о видовом составе водорослей отдаленных морей восточного сектора Арктики как наименее изученных. В настоящей статье приводятся наиболее полные сведения о таксономическом разнообразии бентосных зеленых водорослей российского побережья Чукотского моря. Сведения о флоре *Phaeophyta* и *Rhodophyta* Чукотского моря будут опубликованы в отдельных статьях.

Первые сведения о водорослях Чукотского моря были получены шведской экспедицией на судне «Vega» в 1878—1880 гг. Водоросли были собраны, обработаны и опубликованы участником этой экспедиции F. Kjellman (1883), который приводит для моря 27 видов и среди них 3 вида *Chlorophyta* — *Chlorochytrium inclusum, Rhizoclonium pachydermum, Enteromorpha micrococca* f. *subsalsa.* Долгое время эти данные оставались единственными и повторялись в ряде последующих работ (Børgesen, Jónsson, 1905; Simmons, 1906; Е. Зинова, 1952; А. Зинова, 1953, 1955 и др.). В работе 1957 г. А. Д. Зинова, обработав дополнительные материалы из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), довела известный со времен F. Kjellman список до 30 видов, при этом количество видов *Chlorophyta* не изменилось. Почти через 3 десятилетия общий список пополнился еще 10 видами (Кукк, 1984), в том числе 3 видами *Chlorophyta: Chaetomorpha cannabina, Acrosiphonia duriuscula, Urospora wormskjoldii.*

Материалы, послужившие основой для настоящего исследования и позволившие существенно увеличить известный до сих пор список видов, были собраны во время работы Гидробиологической экспедиции Зоологического института РАН под руководством А. Н. Голикова с 29 сентября по 1 октября 1989 г. в Колючинской губе (мыс Анаян, мыс Ямрыккай, бухта Камак на западном побережье губы) и на мысе Сердце Камень (далее — ЗИН). Кроме материалов экспедиции, автором были обработаны все чукотоморские образцы водорослей из Гербария БИН РАН, в частности образцы F. Kjellman, П. В. Ушакова, 1935 г., необработанные материалы Ю. Е. Петрова сборов 1985 г. (далее — ЮП). Критически проанализированы все многочисленные литературные данные о водорослях Чукотского моря.

В результате во флоре Чукотского моря выявлено 65 видов зеленых, красных и бурых водорослей. В данной статье описывается 15 видов *Chlorophyta.* 4 вида указываются на основе только литературных данных, остальные 11 видов изучены автором по имеющимся материалам, при этом 9 видов найдены в море впервые

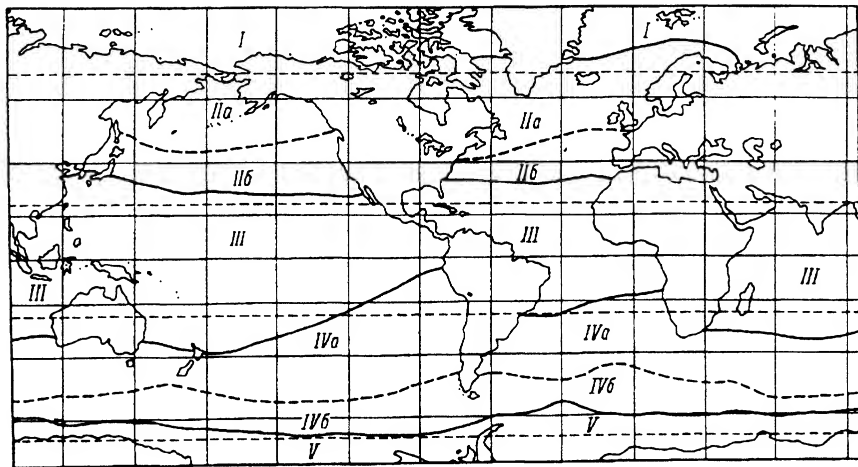


Рис. 1. Схема зонально-фитогеографического районирования Мирового океана (по: Виноградова, 1984)

I — Арктическая зона, *II* — Бореальная зона (*IIa* — высокобореальная подзона, *IIб* — низкобореальная подзона), *III* — Тропическая зона, *IV* — Нотальная зона (*IVa* — низконотальная подзона, *IVб* — высоконотальная подзона), *V* — Антарктическая зона.

(отмечены звездочкой). Большинство указаний новых видов являются одновременно новыми указаниями родов и семейств.

Аннотации к видам составлены по результатам изучения оригинального материала. В них дается краткая характеристика морфологии вида, состояния зрелости, местообитания, оценивается в целом количественное развитие вида и его место в структуре растительных сообществ, приводятся местонахождения в пределах российского побережья Чукотского моря и характеристика ареала. Для известных из литературы видов дается ссылка только на ту работу, в которой вид указывается впервые.

При характеристике ареала учитывается широтное и долготное распространение вида в северном полушарии. Широтная характеристика дается в соответствии с системой зонального фитогеографического районирования Мирового океана, разработанной А. Д. Зиновой (1962) и дополненной позднее Л. П. Перестенко (1972) и К. Л. Виноградовой (1984) (рис. 1). Понятие «циркумполярный» относится к распространению вида в пределах арктических морей. Если вид распространен в бореальной зоне Атлантического и Тихого океанов и по всей арктической зоне, долготная характеристика не приводится.

Географическое положение пунктов на побережье Чукотского моря, которые послужили местами сбора водорослей, следующее: Рыркайпий (Irkaypij) — 68°55′ с. ш., 179°25′ з. д.; остров Колючин (Kolyuchin ostrov) — 67°30′ с. ш., 174°39′ з. д.; Колючинская губа (Kolyuchinskaya guba) — 66°45′ с. ш., 174°25′ з. д.; Тяпка (Tjapka) и Питлекай (Pitlekay) — 67°07′ с. ш., 173°24′ з. д.; мыс Сердце Камень (Serdtse-Kamen) — 67°09′ с. ш., 171°30′ з. д.; мыс Икигур (Ikigur) — 66°46′ с. ш., 171°22′ з. д.; Чегытун (Chegitun) — 66°35′ с. ш., 171°02′ з. д.

Семейства расположены в соответствии с классификацией *Chlorophyta*, принятой в работе Виноградовой (1979), роды в семействах и виды в родах — по алфавиту.

Chlorophyta

Siphonocladales

Cladophoraceae (Hass.) Cohn

* *Chaetomorpha melagonium* (Weber et Mohr) Kützing, 1845 : 204; Виноградова, 1986 : 14, рис. 1, 2.

Слоевище тонконитчатое, неразветвленное, прикрепленное. Нити прямостоячие, до 10 см дл., 300—400 мкм толщ., отношение длины к ширине 1.5—2 : 1. В стерильном состоянии в конце сентября.

Растет небольшими пучками или отдельными нитями на глубине 3—9 м в сообществах *Coccotylus truncatus, Fucus evanescens, Laminaria saccharina.* Встречается часто, в мало заметных количествах. Один из наиболее характерных для флоры видов, в биоценозах играет подчиненную роль.

Колючинская губа — ЗИН. Высокобореально-арктический вид. Распространен в холодноумеренных водах Атлантического океана, циркумполярно в Северном Ледовитом океане, в Тихом океане в основном вдоль побережья Азии. Известен из всех северных морей России.

Chaetomorpha tortuosa (Dillwyn) Kleen, 1874 : 45; Виноградова, 1986 : 16, рис. 3, 4 — *C. cannabina* (Aresch.) Kjellman, 1889 : 55; Виноградова, 1979 : 42, рис. 18.

Слоевище тонконитчатое, неразветвленное, неприкрепленное. Нити достигают нескольких сантиметров длины и 40—60 мкм шир. В стерильном состоянии в конце сентября.

Образует небольшие скопления нитей на водорослях на глубине 5—9 м. Встречается редко.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 23 как *C. cannabina*, ЗИН; мыс Сердце Камень — сбор П. В. Ушакова 1935 г. Бореально-арктический вид, распространенный преимущественно в бореальных водах Атлантического и Тихого океанов. Известен из всех арктических морей России.

Rhizoclonium pachydermum Kjellman, 1877 : 55, fig. 26—28; 1883 : 310.

Найден в виде скоплений неприкрепленных нитей в опресненных местах.

Питлекай — Kjellman, 1883 : 310. Арктический вид. Кроме Чукотского моря отмечен на побережье Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли (Виноградова, 1986).

Ulotrichales

Ulotrichaceae Kütz.

* *Ulothrix implexa* (Kützing) Kützing, 1849 : 349; Виноградова, 1979 : 55, рис. 28.

Слоевище микроскопическое, тонконитевидное. Нити короткие, клетки 10—12 мкм шир., отношение длины к ширине 1—1.5 : 1. В стерильном состоянии в конце сентября.

Встречен однажды на *Fucus evanescens* в виде отдельных нитей.

Остров Колючин — ЮП. Широко распространенный мультизональный вид.

Chaetophoraceae Grev.

* *Acrochaete repens* Pringsheim, 1862 : 8, tab. 2, fig. 1—9; South, 1974 : 907, fig. 2; Виноградова, 1979 : 62, рис. 33; Burrows, 1991 : 102. — *A. parasitica* Oltmanns, 1894 : 208, tab. 7, fig. 1—10; South, 1974 : 906, fig. 1.

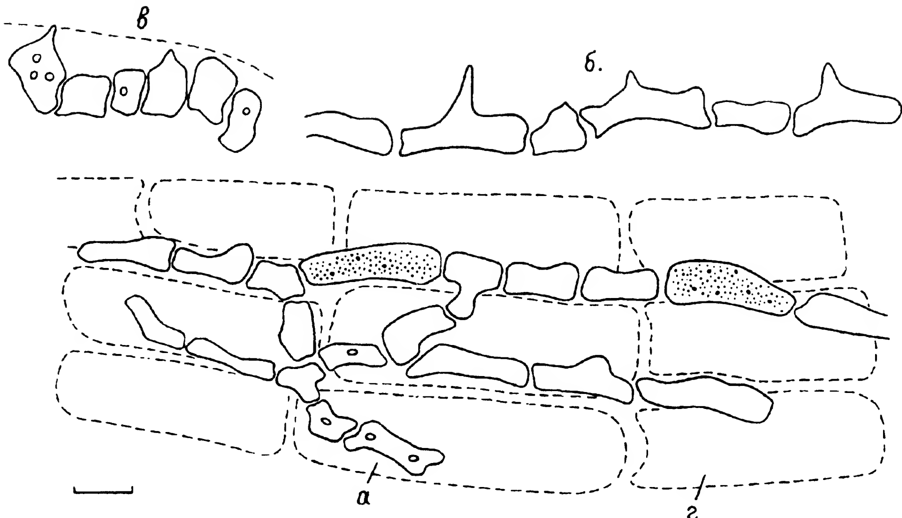


Рис. 2. *Acrochaete repens* на *Rhodomela tenuissima.*

а — вид нитей с поверхности, *б, в* — фрагменты нитей сбоку, *г* — клетки *Rhodomela tenuissima.* Масштабная линейка — 20 мкм.

Микроскопический эндофит, развивается во внешней оболочке слоевища, между клетками и в клетках корового слоя различных водорослей, частично проникая во внутренние ткани последних. Слоевища разветвленно нитчатые, неопределенных очертаний, реже округлые, сливающиеся. Нити расположены периклинально и антиклинально к поверхности слоевища базифита. Периклинальные нити более или менее густо неправильно разветвленные, ориентированные в разных направлениях или реже радиально, свободные или собранные в псевдопаренхимные структуры. Антиклинальные нити — в виде коротких вертикальных веточек и более или менее длинных отростков, проникающих в медуллярные ткани базифита (рис. 2, 3). При сильном развитии вызывает образование некротических пятен на слоевище базифита. Клетки 4—20 мкм шир., с отношением длины к ширине 2—5(8) : 1, часто с сосочкообразными выростами и лопастями на верхней поверхности (рис. 2). По периферии и в молодых частях слоевища клетки более узкие, 4—10 мкм шир., и длинные; в нитях, проникающих в глубь базифита, — почти нитевидные, неправильно раздутые; в середине слоевища — почти изодиаметрические, 10—20 мкм в диам. Вертикальные веточки возникают при созревании, состоят из 1—4 антиклинально вытянутых клеток, слегка выдаются над поверхностью слоевища базифита. Верхушечные клетки с клювовидным утолщением оболочки или очень редко с волоском (рис. 3). Пиреноидов — 1—3, преобладают клетки с 1 пиреноидом. Спорангии терминальные на вертикальных веточках и интеркалярные на стелющихся нитях.

Обычный вид. Встречается повсеместно, обильно развивается на многих доминирующих видах бурых и красных водорослей — *Fucus evanescens, Chorda filum, Stictyosiphon tortilis, Pseudolithoderma rosenvingii, Neodilsea integra, Coccotylus truncatus, Phycodrys rubens, Rhodomela sibirica, R. tenuissima, Odonthalia dentata.*

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический циркумполярный вид. Распространен во всех арктических морях России.

· Полиморфный вид. Степень развития эндофита, его положение и морфологические особенности во многом определяются строением базифита. В водорослях, имеющих крупные поверхностные клетки и плотную структуру (молодые ветви у видов *Rhodomela, Phycodrys*), слоевище *Acrochaete repens* развивается преимущественно во внешней оболочке базифита в виде стелющихся нитей и реже образует

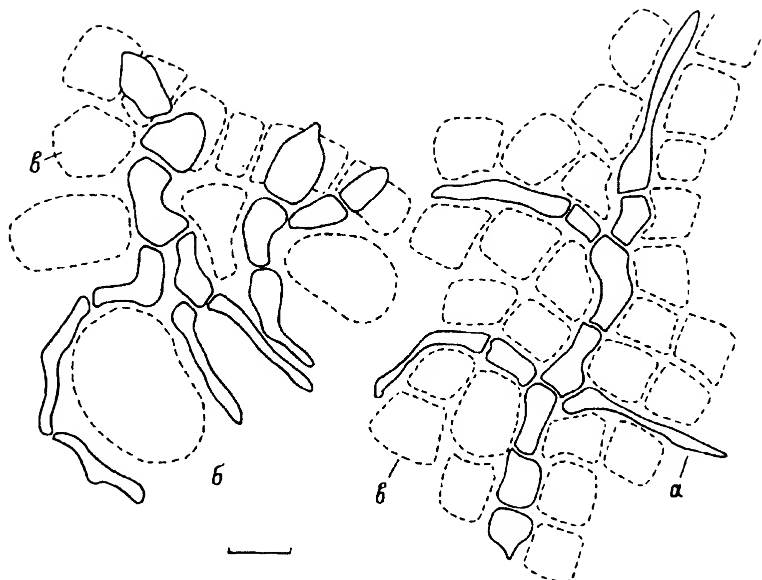


Рис. 3. *Acrochaete repens* на *Fucus evanescens*.

а — молодое слоевище с поверхности, *б* — фрагмент слоевища на поперечном срезе, *в* — клетки *Fucus evanescens*. Масштабная линейка — 20 мкм.

вертикальные ответвления вверх и вниз и псевдопаренхимную структуру. При этом на водорослях тонконитчатого строения с продольно вытянутыми коровыми клетками (*Rhodomela*) нити *A. repens* также ориентированы продольно (рис. 2). На *Coccotylus truncatus* и сходных по структуре видах (*Odonthalia dentata*) развитие эндофита приурочено к коровому слою. На водорослях с толстым нарастающим поверхностным слоем (виды *Fucus, Devaleraea, Pseudolithoderma*) у *Acrochaete repens* сильнее развиты вертикальные ветви и нити, проникающие в медулярные части слоевища базифита (рис. 3), чаще наблюдается образование плотной псевдопаренхимной структуры.

* *Acrochaete* sp.

Микроскопический эндофит, развивается в поверхностной оболочке слоевища видов *Laminaria* над клетками корового слоя. На ранних стадиях четко выражено однорядно-нитчатое строение слоевища. Нити расходящиеся радиально, нередко с различимой в центре исходной клеткой, неправильно разветвленные, изломанные, с длинными и короткими боковыми выростами, часто отходящими под прямым углом. Зрелые слоевища в виде микроскопических округлых подушек с четко очерченным краем, псевдопаренхимного, за исключением края, строения. Клетки в середине слоевища дают выросты вниз и делятся с образованием 2—3-клеточных вертикальных нитей, и тем самым слоевище становится многослойным. В молодых слоевищах и по периферии старых (в зоне роста) клетки 3—5 мкм шир., отношение длины к ширине 1.5—3 : 1, палочковидные, искривленные, лопастные, в псевдопаренхимной части более крупные, почти изодиаметрические, 6—8 мкм в диам., неправильно округлой формы. Волоски отсутствуют. Пиреноид 1, четко различимый. В спорангии превращаются клетки центральной части слоевища.

Растет в верхней части молодых пластин *Laminaria saccharina* и *L. bongardiana* на глубине 3—9 м. Встречается часто в виде отдельных пятен или густых разрастаний.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН.

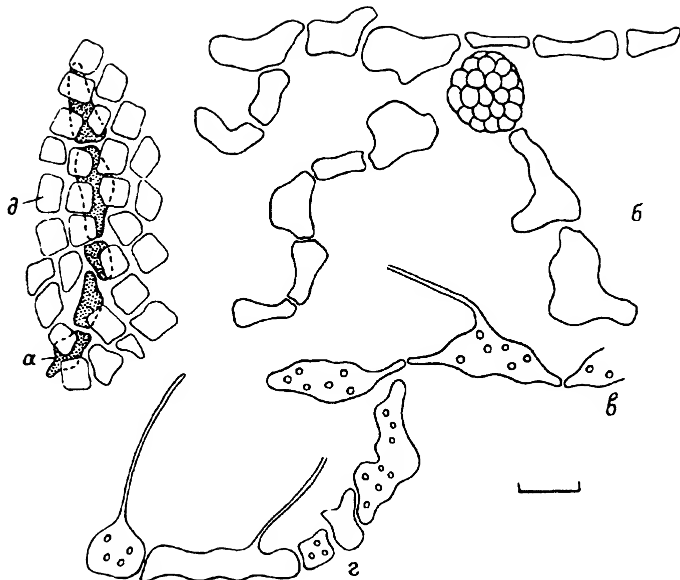


Рис. 4. *Phaeophyla dendroides* на *Laminaria saccharina.*

а, б — вид нитей с поверхности, *в, г* — фрагменты нитей сбоку, *д* — клетки *Laminaria saccharina.* Масштабная линейка — 30 мкм.

Указываемый вид отнесен к роду *Acrochaete* на том основании, что он является эндофитом и образует короткие вертикальные нити, формирующие многослойную паренхиму. По размерам и форме клеток, по облику радиально организованных молодых слоевищ, по обитанию во внешней оболочке базифита, по наличию 1 пиреноида он близок к *Entocladia viridis* Reinke в трактовке автора вида (Reinke, 1879 : 476, tab. 6, fig. 6—9). Для последнего вида также характерна отмеченная в первоописании способность к образованию псевдопаренхимной структуры в результате деления клеток более, чем в одной плоскости с образованием ответвлений вверх и вниз. Однако изображаемые Reinke псевдопаренхимные участки (Gewebekörper) отличаются от того, что наблюдается в нашем материале. По четко очерченной округлой форме слоевища, по наличию боковых веточек, отходящих под прямым углом, наш материал напоминает *Acrochaete polymorpha* (Moewus) R. Nielsen, а также *Stromatella monostromatica* (Dang.) Kornmann et Sahling, однако оба последних вида являются эндофитами и имеют 1-слойное слоевище (Nielsen, 1988). Учитывая слабо разработанную систематику хетофоровых, для точного определения вида необходимо изучение дополнительного материала из других районов.

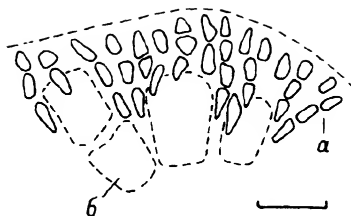
* *Phaeophyla dendroides* (P. Crouan et H. Crouan) Batters, 1902 : 13; South, 1974 : 915, fig. 10; Виноградова, 1979 : 63, рис. 734; Burrows, 1991 : 118, fig. 32.

Нити короткие, из 5—10 клеток, рыхло расположенные, слабо разветвленные. Клетки крупные, 16—48(60) мкм дл., 16—30 мкм шир., цилиндрические, каплевидные, конусовидные, неправильных очертаний, часто искривленные, изодиаметрические или удлиненные. Хлоропласт лопастной, пристенный, пиреноидов — 3—7. Волоски без утолщения в базальной части, расположенные сбоку клетки, образующиеся как вырост оболочки и не отделенные перегородкой. Спорангии крупнее вегетативных клеток, интеркалярные и терминальные, с крупными спорами (рис. 4).

Эндофит, обитает в верхней части молодых пластин *Laminaria saccharina* и *L. bongardiana*, собранных с глубины 1—5 м. Нити стелются под коровыми клетками параллельно поверхности слоевища базифита. Встречается редко.

Рис. 5. *Pseudopringsheimia fucicola.*

а — часть слоевища на поперечном срезе, *б* — клетки *Fucus evanescens.* Масштабная линейка — 25 мкм.



Мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-тропический вид, широко распространенный в Атлантическом и Тихом океанах. Обнаружен также в Чаунской губе (Восточно-Сибирское море) по материалам экспедиции Зоологического института РАН 1986 г. Эти указания являются первыми указаниями вида в арктических морях.

Изученный материал полностью соответствует первоначальному и общепринятому пониманию вида, определение его не вызывает сомнений.

* *Pseudopringsheimia fucicola* (Rosenvinge) Wille, 1909 : 89; South, 1974 : 920, fig. 13b; Burrows, 1991 : 127, fig. 35. — *Ulvella fucicola* Rosenvinge, 1893 : 926, fig. 40; Oltmanns, 1894 : 211, tab. 7, fig. 11—13. — *Pseudendoclonium fucicola* (Rosenvinge) R. Nielsen, 1980 : 135.

Микроскопический амфиэпифит. Слоевище подушковидное, округлое, многослойное, до 50—60 мкм толщ. в центральной части, в начале роста 1-слойное. Начинает развиваться как эпифит, позднее погружается в поверхностные ткани базифита. Клетки мелкие, 3.5—5 мкм шир., с отношением длины к ширине 2—3 : 1, рыхло расположенные, собранные в нечеткие, вертикально ориентированные разветвленные нити из 3—4 клеток (рис. 5). Волоски отсутствуют. Пиреноид 1. В конце сентября со спорангиями.

Растет на *Fucus evanescens* на глубине 3—5 м. Встречается часто, но массовых разрастаний не дает.

Колючинская губа — ЗИН. Высокобореально-арктический ледовитоморско-атлантический вид. В российских морях известен из Баренцева моря.

Сравнение с литературными указаниями показывает, что в Чукотском море вид имеет относительно слабо развитое слоевище. Часто встречаются экземпляры на стадии 1—2-слойных дисковидных пластинок, зрелые слоевища характеризуются 3—4-клеточными вертикальными нитями.

Отнесение вида к роду *Pseudendoclonium* (Nielsen, 1980) представляется недостаточно аргументированным. R. Nielsen считает, что вид *Pseudopringsheimia fucicola* (Rosenvinge) Wille отличается от типового вида этого рода *P. confluens* (Rosenvinge) Wille изоморфным циклом развития и при этом сходен с видами *Pseudendoclonium* морфологией и способом фрагментации. Однако имеющихся в настоящее время данных недостаточно для подобных утверждений, требуются дополнительные исследования цикла развития и морфологии как обоих видов *Pseudopringsheimia*, так и *Pseudendoclonium submarinum* Wille — типового вида рода.

Ulvales

Monostromataceae Kunieda ex Suneson

Blidingia minima f. *subsalsa* (Kjellman) Vinogr., Виноградова, 1974 : 51, табл. 10, рис. 1—12.

Обильно развивается в опресненных лагунах.

Питлекай — Kjellman, 1883 : 292 как *Enteromorpha micrococca* f. *subsalsa* Kjellm. Широко распространенный арктическо-бореально-субтропический вид. *Blidingia minima* f. *subsalsa* наиболее характерна для арктических и высокобореальных районов, в российской Арктике указывалась на Новой Земле, в Карском море, на Новосибирских о-вах.

Ulvaceae Lamour.

* *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht, 1840 : 26, tab. 37; Виноградова, 1974 : 70, табл. 19, рис. 1—6; табл. 20, рис. 1—9; 1979 : 108, табл. 12.

Пластина удлиненно овальная, с волнистыми краями, в основании клиновидная, 6—8 см дл., 4—5 см шир., 60—70 мкм толщ. В стерильном состоянии.

Встречен однажды в выбросах.

Колючинская губа — ЗИН. Бореальный тихоокеанский вид.

Северотихоокеанский вид *Ulva fenestrata* и североатлантический вид *U. lactuca* — 2 викарирующих бореальных вида. По морфологическим признакам отдельные образцы этих видов практически не различимы, тем не менее, исходя из длительной географической изоляции, тихоокеанская и атлантическая популяции рассматриваются как самостоятельные виды (Виноградова, 1974, 1979). В арктических районах Северного Ледовитого океана род *Ulva* отсутствует. Он зафиксирован в приатлантическом секторе Арктики, в высокобореальных условиях (Белое море, Мурман, Шпицберген, западное побережье Гренландии и т. п.) и в притихоокенском секторе (о-в Врангеля, Колючинская губа, мыс Барроу). Такой характер распространения рода позволяет отнести вид, найденный в Колючинской губе, к тихоокеанскому виду *U. fenestrata* и к географическому элементу тихоокеанских широкобореальных видов, проникновение которых в прилежащие районы Арктики можно увязать с условиями, близкими к современным.

Acrosiphoniaceae Jónsson

Acrosiphonia duriuscula (Ruprecht) Yendo, 1916 : 246; Виноградова, 1979 : 83, рис. 50, 51.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 23. Бореальный тихоокеанский вид.

* *Acrosiphonia saxatilis* (Rupr.) Vinogr., Виноградова, 1979 : 89, рис. 54, 55.

Слоевище тонконитчатое, разветвленное, дерновинное. Найден однажды в виде отдельных молодых веточек 60—100 мкм шир. на *Fucus evanescens.*

Остров Колючин — ЮП. Бореальный тихоокеанский вид.

Вид определен приблизительно, поскольку для точного определения найденного материала оказалось недостаточно. По облику веточек и размерам клеток ближе всего к *A. saxatilis.*

Urospora wormskjoldii (Mertens) Rosenvinge, 1893 : 920, fig. 36, 37.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 23. Бореально-низкоарктический амфибореальный вид.

Chlorochytrium inclusum Kjellman, 1883 : 320, tab. 31, fig. 8—17; Виноградова, 1979 : 52, рис. 26.

1-клеточный эндофит. Растет на различных водорослях, преимущественно на *Neodilsea integra, Coccotylus truncatus*, на глубине 3—5 м. Встречается часто и обильно.

Рыркайпий, остров Колючин, Тяпка, Питлекай — Kjellman, 1883 : 320; Колючинская губа — ЗИН.

Вид считается спорофитной стадией в цикле развития видов *Acrosiphonia*, однако его обильное развитие в Колючинской губе при редкой встречаемости видов *Acrosiphonia* позволяет допустить независимое существование здесь этого 1-клеточного организма.

Prasiolaceae (Rabenh.) Borzi

* *Prasiola crispa* (Lightfoot) Meneghini, 1838 : 36; Виноградова, 1979 : 119, рис. 61, 62.

Слоевище широко пластинчатое, 6 см в поперечнике, без стебелька и органов прикрепления, не зараженное аскомицетом. Вместе с образцом пластинчатого строения присутствует стадия *Rosenvingiella*, которая представляет собой однорядные изломанные нити с немногочисленными ризоидами и более сходна с *R. polyrhiza.*

Рыркайпий. Указывается по образцу, собранному и определенному F. Kjellman (14 IX 1878). Сведения о местообитании вида отсутствуют.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л., 1974. 165 с.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 146 с.

Виноградова К. Л. К истории формирования морской флоры *Chlorophyta.* Л., 1984. 65 с. (Комаровские чтения. Вып. 34).

Виноградова К. Л. Роды *Chaetomorpha* Kütz. и *Rhizoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) в северных морях СССР // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 13—25.

Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. Л., 1953. 224 с.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. Л., 1955. 219 с.

Зинова А. Д. Морские водоросли восточной части советского сектора Арктики // Тр. Ин-та океанол. 1957. Т. 23. С. 146—167.

Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Конф. по совместным исследованиям фауны и флоры. Л., 1962. С. 1—11.

Зинова Е. С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток СССР. II. Фауна и флора Чукотского моря. Л., 1952. С. 83—96.

Кукк Х. А. Новые водоросли острова Ытырган (Берингово море) и Колючинской губы (Чукотское море) // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 23—25.

Перестенко Л. П. Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море): Дисс. ... канд. биол. наук. 1972. 341 с. (БИН РАН).

Batters E. A. L. A catalogue of the British marine algae // J. Bot. (London). 1902. Vol. 40. Suppl. P. 1—107.

Børgesen F., Jônsson H. The distribution of the marine algae of the Arctic sea and of the northernmost part of the Atlantic // Botany of Faröes. 1905. Vol. 3. Appendix. P. 1—28.

Burrows E. M. Seaweeds of the British Isles. Vol. 2. *Chlorophyta.* London, 1991. 238 p.

Kjellman F. R. Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an den Westküste von Nowaja Semlja und Waigatsch // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1877. Ser. 3. S. 1—85.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic sea // Kgl. Sv. Vet. Akad. handl. 1883. Bd 20. N 5. S. 1—350.

Kjellman F. R. Om Bering hafvets Algflora // Kgl. Sv. Vet. Akad. handl. 1889. Bd 23. N 8. S. 1—58.

Kleen E. Om Nordlandens högre hafsalger // Öfvers Kgl. Sv. Vet. Akad. forhandl. 1874. N 2. S. 3—46.

Kützing F. T. Phycologia germanica. Nordhausen, 1845. 350 p.

Kützing F. T. Species algarum. Lipsiae, 1849. 922 p.

Meneghini G. Genni sulla organografia e fisiologia delle alghe // Nuovi saggi Imp. Reg. Acad. Sci., Lett. ed Arti, Padova, 1838. T. 4. P. 325—388.

Nielsen R. A comparative study of five marine *Chaetophoraceae* // British Phycol. J. 1980. Vol. 15. P. 131—138.

Nielsen R. Small green algae from brackish water in the Tvärminne area, southern Finland // Ann. Bot. Fennici. 1988. Vol. 25. P. 237—257.

Oltmanns F. Ueber einige parasitische Meeresalgen // Bot. Zeitung. 1894. Bd 52. 1 Abt. H. 12. S. 207—215.

Postels A., Ruprecht F. Illustrationes Algarum. Petropoli, 1840. 22 p.

Pringsheim N. Beitrage zur Morphologie der Meeresalgen // Phys. Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1862. S. 1—37.

Reinke J. Zwei parasitische Algen // Bot. Zeitung. 1879. Jg 37. N 30. S. 473—478.

Rosenvinge L. K. Grønlands Havalger // Medd. Grønland, 1893. H. 3. Afd. 3. S. 763—981.

Simmons H. G. Remarks about the relations of the floras of the northern Atlantic, the Polar sea and the northern Pacific // Beih. Bot. Centralbl. 1906. Bd 19. Abt. S. 149—194.

South G. R. Contributions to the flora of marine algae of Eastern Canada, II. Family *Chaetophoraceae* // Naturaliste Canad. 1974. Vol. 101. P. 905—923.

Wille N. Conjugatae und *Chlorophyceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge zum 1. Th., 2 Abt. Leipzig, 1909. S. 1—136.

Yendo K. Notes on algae new to Japan. V. // Bot. Mag. Tokyo. 1916. Vol. 30. N 355. P. 243—263.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 X 1996

SUMMARY

This paper is a result of the critical revision of the *Chlorophyta* species composition of the Russian coast of the Chukchi Sea. In total 15 species is listed of which 11 species have been studied by the author and 9 species are reported for the first time. Comments to each species include brief morphological and ecological notes, nomenclatural references, frequency and abundance of species, location in this region and areal characteristics.

УДК 582.23.26 : 581.524.34 (-21)   Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Р. Р. Кабиров, Н. В. Суханова

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРОДСКИХ ГАЗОНОВ (УФА, БАШКОРТОСТАН)

R. R. KABIROV, N. V. SUKHANOVA. SOIL ALGAE IN THE URBAN GREENS (UFA, BASHKORTOSTAN)

Исследованы видовой состав и количественные характеристики альгогруппировок неполивных газонов, расположенных вдоль основной автотранспортной магистрали крупного промышленного города. Проанализированы особенности изменения их систематической и экологической структур в зависимости от расстояния до полотна дороги. Выделены виды, устойчивые к загрязнению почвы, обусловленному автомобильным транспортом.

Автомобильные дороги, расположенные в черте города, представляют собой места высокой антропогенной нагрузки на окружающую среду. В крупнейших городах доля выбросов транспорта составляет 70 % (Воронцова, 1991). В состав автомобильных выбросов входит более 200 ингредиентов, в том числе обладающих высокой токсичностью, таких как бенз(а)пирен и соединения свинца. Содержание свинца в пыли на улицах городов в сотни раз превосходит его естественные концентрации (Warren, 1976; Czarnowska, 1980; Rauta et al., 1980; Blume, Hillriegel, 1981). Частицы пыли оседают на поверхности почвы вблизи автомагистралей, образуя обширные геохимические аномалии с повышенным содержанием свинца. Ширина придорожных аномалий сильно варьирует и может достигать 100—150 м. Техногенный свинец, попадающий на поверхность почв с выбросами автомобилей, сосредоточен в верхних слоях почвы (Agraval et al., 1980; Czarnowska, 1980). Самые высокие концентрации свинца в почвах городских газонов наблюдаются в слое 0—5 см (Лепнева, Обухов, 1987). Наиболее сильными концентраторами свинца являются водоросли и лишайники, а также мхи (Никифорова, 1977; Берзиня, 1980).

Абиотические факторы проезжей части иногда существенно отличаются от господствующих на прилегающей территории (сильное прогревание, усиленный поверхностный сток, слабое испарение, ночное освещение и др.) и создают особые

микроклиматические градиенты на расстоянии до 30 м с каждой стороны проезжей части (Клауснитцер, 1990). Вдоль обочин дорог существуют специфические лентовидные ценозы. Фауна и флора газонов и обочин автомобильных дорог описана довольно подробно (Клауснитцер, 1990). О почвенных водорослях подобных местообитаний сведения единичны (Кабиров, 1983).

В задачу исследований входило изучение сообществ почвенных водорослей газонов автомобильных дорог крупного промышленного города (г. Уфа, Башкортостан). Город расположен в пределах восточной окраины Русской платформы и находится в лесостепной зоне. Климат континентальный (Очерки по физической географии..., 1970).

Материал и методика

Для исследований была выбрана основная автомагистраль, проходящая с севера на юг по центру города. Отбор проб осуществляли летом 1980, 1993, 1994 гг. Учетные площадки 10 м^2 (1×10) закладывали параллельно автомагистрали на разном расстоянии от полотна дороги. Чтобы проследить динамику развития популяций почвенных водорослей в течение нескольких лет, в 1980 и 1994 гг. пробы отбирали на одних и тех же учетных площадках (рис. 1). Далее приводится краткое описание этих площадок.

Площадка № 1. Располагалась у краевой части газонов на расстоянии 1 м от проезжей части. Поверхность почвы сильно уплотнена и имеет наслоения песка с примесью гальки. Общее проективное покрытие (ОПП) высших растений колебалось от 5 до 50 %.

Площадка № 2. Находилась на расстоянии 5 м от полотна дороги (средняя и дальняя части газона). Поверхность почвы сильно уплотнена. ОПП изменялось в пределах 70—100 %. На ней имелись отдельные экземпляры липы *Tilia cordata* Mill., клена *Acer negundo* L., рябины *Sorbus aucuparia* L.

Площадка № 3. Расположена на расстоянии 20 м от магистрали. Отделена от предыдущей площадки тротуаром и находилась в липовой аллее с живой изгородью из шиповника *Rosa spinosissima* L., поверхность почвы уплотнена. ОПП колебалось в пределах 90—100 %.

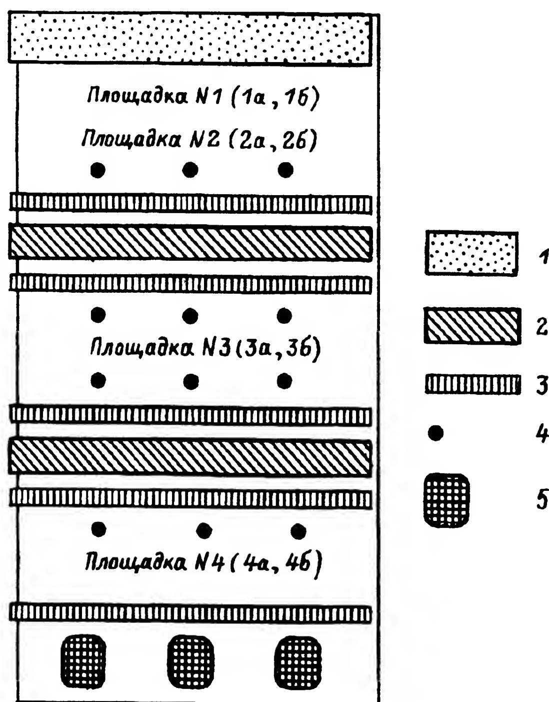


Рис. 1. Схема расположения учетных площадок.

1 — автомагистраль, *2* — тротуар, *3* — посадки кустарников, *4* — посадки деревьев, *5* — здания. 1а, 2а, 3а, 4а — площадки 1980 г.; 1б, 2б, 3б, 4б — площадки 1994 г. исследований.

Площадка № 4. Находилась на расстоянии 40 м от дороги. От площадки № 3 отделена тротуаром и живой изгородью из шиповника. Поверхность почвы уплотнена в меньшей степени, чем на других площадках. Древесная растительность представлена единичными экземплярами липы, клена, сосны *Pinus sylvestris* L. ОПП составляло 60—70 %.

Для выявления качественного состава альгогруппировок из 5—6 индивидуальных почвенных проб размером 125 см³ (5×5×5) составляли смешанный образец. После тщательного перемешивания часть использовали для анализа таксономического состава альгогруппировок, часть для приготовления почвенной вытяжки. При выявлении видового состава применяли классические почвенно-альгологические методы (Голлербах, Штина, 1969): чашечные культуры со стеклами обрастания и водные культуры на вытяжке из исследуемой почвы. При микроскопировании на каждом стекле обрастания просматривали по 5 полос (трансект), 4 по краям и 1 трансекту, проходящую через центр стекла. Степень развития обнаруженных видов оценивали по 3-балльной шкале обилия: 1 балл — на трансекте обнаружено 1—3 экземпляра данного вида; 2 балла — 4—10; 3 балла — более 10 экземпляров. После просмотра 5 трансект для каждого выявленного вида рассчитывали сумму баллов обилия на одном стекле обрастания. При таком подходе минимальное обилие равно 1 баллу, максимальное — 15. Виды, обнаруженные в водных культурах, вносили в общий список с баллом обилия равным 1. Виды с 14—15 баллами принимали за доминанты, с 12—13 баллами — за субдоминанты (табл. 1).

В работе использованы следующие коэффициенты и индексы: коэффициент сходства систематического состава Съеренсена—Чекановского; коэффициент сходства систематической структуры флор Спирмена (Шмидт, 1984); коэффициент эколого-ценотической значимости вида — ЭЦЗ (Кабиров, Шилова, 1990). $ЭЦЗ = \frac{В \cdot О}{1500}$, где В — встречаемость вида в %; О — обилие вида в баллах; 1500 — максимально возможное, исходя из принятой нами методики, значение произведения встречаемости и обилия. Эта цифра получается в том случае, когда на обследуемой территории в данной альгогруппировке рассматриваемый вид встречается во всех исследованных образцах и имеет высший балл обилия. Коэффициент принимает значения от 0 до 1. Коэффициент ЭЦЗ дает возможность получить количественную оценку положения вида в альгогруппировке.

Результаты и обсуждение

Список почвенных водорослей, обнаруженных на изученных газонах, приведен в табл. 1.

Наиболее бедной в флористическом отношении в 1980 г. была альгогруппировка площадки 1а, расположенной в непосредственной близости от дороги. Ее характерная особенность — резкое преобладание представителей *Chlorophyta*, на долю которых приходилось около 69 % от общего числа обнаруженных в альгогруппировке видов. С увеличением расстояния от полотна дороги видовое разнообразие и суммарное обилие популяций альгогруппировок возрастали (с небольшим спадом на площадке 3а), достигая максимума на расстоянии 40 м (площадка 4а). Сходная тенденция обнаружена в изменении количественных характеристик (табл. 2 и 3). По мере удаления от дороги происходила смена доминантов (табл. 1).

За 14 лет, прошедших с первых наблюдений, обнаружены существенные изменения в качественном составе и количественных показателях альгогруппировок городских газонов. Как видно из таблиц 2 и 3, значительно снизилось видовое разнообразие и уменьшилась степень обилия популяций. Основным фактором, обусловившим эти изменения, по-видимому, является резкое увеличение транспортной нагрузки. Сходство видового состава между альгогруппировками было невысоким. Дендрит, построенный по значениям коэффициента флористического сходства методом Тереньтьева (Шмидт, 1984), распадается на 2 плеяды (рис. 2). Одна объединяет учетные площадки 1980 г., другая — 1994 г.

ТАБЛИЦА 1

Систематический список почвенных водорослей газонов г. Уфы

Таксоны водорослей	Расстояние от дороги, м*			
	1(1)	5(2)	20(3)	40(4)
Отдел *Cyanophyta*				
Порядок *Nostocales*				
Anabaena cylindrica Lemm. f. *hollerbachiana* (Hollerb.) Elenk.	+			
A. sphaerica Born. et Flah. f. *conoidea* Elenk.		+		
A. variabilis Kütz.		С	+	
Anabaena sp.			+	
Cylindrospermum licheniforme (Bory) Kütz.	+	+	+	
C. majus Kütz.	+			
Cylindrospermum sp.		+	+	
Nostoc calcicola Bréb.				+
N. linckia (Roth) Born. et Flah.		+	+	
N. muscorum Ag.	+	+	+	
N. punctiforme (Kütz.) Hariot f. *punctiforme*		+	+	+
N. punctiforme f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.	+			
Порядок *Oscillatoriales*				
Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom.	С	Д	Д	Д
Oscillatoria animalis Ag.		+	+	
O. brevis (Kütz.) Gom.	+	+		
O. formosa Bory			+	
O. schroeteri (Hansg.) Forti	+			+
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	+	Д	+	+
P. dimorphum Lemm.	+	+		
P. foveolarum (Mont.) Gom.	+	+	+	+
P. fragile (Menegh.) Gom.	+			
P. luridum (Kütz.) Gom.	+			
P. retzii (Ag.) Gom.	+	+		
Plectonema boryanum Gom. f. *boryanum*		+		
P. boryanum f. *hollerbachianum* Elenk.	+			
P. gracillimum (Zopf) Hansg.	+			
P. notatum Schmidle			+	
Отдел *Chlorophyta*				
Порядок *Chlamydomonadales*				
Chlamydomonas acuta Korsch.		+		+
C. angulosa Dill		Д		
C. atactogama Korsch.	+	+	+	+
C. clathrata (Korsch.) Pasch.		+		
C. conferta Korsch.		+		
C. elliptica Korsch.	+	С		+
C. gelatinosa Korsch.			+	
C. globosa Snow		+		
C. gloeogama Korsch. f. *gloeogama*		Д	+	Д
C. gloeogama f. *humicola* Hollerb.	+			
C. intermedia Chod.		+	+	+
C. isogama Korsch.		+		
C. minima Korsch.		+		
C. oblonga Anachin	+			
C. oblongella Lund		+		
C. peterfii Gerloff			+	
C. sectilis Korsch.	+		+	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны водорослей	Расстояние от дороги, м*			
	1(1)	5(2)	20(3)	40(4)
Chlamydomonas snowiae Printz		+		+
C. terrestris Boye-Pet.	+	+		+
Порядок *Chlorococcales*				
Bracteacoccus grandis Bischoff et Bold	+			
B. minor (Chod.) Petrová	+	+	+	+
Chlorella ellipsoidea Gern.			+	
C. minutissima Fott et Nováková		Д	+	+
C. vulgaris Beijer.	+	+		Д
Chlorococcum infusionum (Schrank) Menegh.	+		+	
Chlorococcum sp.	+	+	+	+
Coelastrum sphaericum Näg.	+			
Dictyochloris fragrans Vischer ex Starr		Д		
Dictyococcus varians Gern.	Д	+	Д	+
Dispora crucigenioides Printz		+	+	
Kentrosphaera bristolae G. M. Smith			+	
Lobococcus incisus (Reisigl) Reisigl	+	+		+
L. irregularis (Boye-Pet.) Reisigl	+			
Macrochloris dissecta Korsch.	+			
Neochloris alveolaris Bold	+	+		
Neospongiococcum sp.	+			
Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott			+	
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.	+			
Scotiellopsis terrestris (Reisigl) Punčoch. et Kalina				+
Порядок *Chlorosarcinales*				
Chlorosarcina stigmatica Deason		+		
Chlorosarcina sp.			+	
Chlorosarcinopsis aggregata Arce et Bold				+
C. minor (Gern.) Herndon			+	
Chlorosarcinopsis sp.		+		
Fernandinella alpina Chod. em. Korsch.		+	+	+
Tetracystis aggregata Brown et Bold	+	Д		+
T. isobilateralis Brown et Bold	+	+		+
Tetracystis sp.	+	+	+	+
Порядок *Ulotrichales*				
Chlorhormidium flaccidum (Kütz.) Fott var. *flaccidum*	+	+	+	+
C. flaccidum var. *nitens* Menegh. em. Klebs	+	+	+	
Desmococcus vulgaris (Näg.) Brand		+		
Gongrosira debaryana Rabenh.		+	+	+
Leptosira mediciana Borzi		+		
L. terricola (Bristol) Printz	+	+	+	
Stichococcus bacillaris Näg.	+	+	+	+
Ulothrix variabilis Kütz.				+
Отдел *Xanthophyta*				
Порядок *Heterococcales*				
Botrydiopsis arhiza Borzi	+	+	+	+
B. eriensis Snow	+	Д	+	
Chloridella cystiformis Pasch.		+		
C. neglecta (Pasch. et Geitl.) Pasch.	+	+		

Таксоны водорослей	Расстояние от дороги, м*			
	1(1)	5(2)	20(3)	40(4)
Monallantus brevicylindricus Pasch.	+			
Pleurochloris imitans Pasch.	+	+		
P. magna Boye-Pet.	+	+	+	
Polyedriella helvetica Pasch.	+			+
Порядок *Tribonematales*				
Bumilleria sicula Borzi		+	+	
Heterococcus chodatii Visch.			+	
Heterothrix bristoliana Pasch.		+		+
H. exilis Pasch.	+	+	+	+
Отдел *Bacillariophyta*				
Порядок *Raphinales*				
Achnanthes sp.				+
Amphora ovalis Kütz.		+		
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. var. *amphioxys*	Д	Д	Д	Д
H. amphioxys var. *capitata* O. Müll.	Д	+		
Navicula atomus (Näg.) Grun.		+	+	
N. mutica Kütz. var. *mutica*	+	+	+	+
N. mutica var. *cohnii* (Hilse) Grun.	+	+		+
N. mutica var. *nivalis* (Ehr.) Hust.	С	+	+	+
N. mutica var. *ventricosa* (Kütz.) Cl.	+	+	+	
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	+	+	+	+
Navicula sp. 1	+	+		
Navicula sp. 2	+			
Navicula sp. 3	+			

Примечание. «*» — в скобках приведен номер площадки; Д — доминант, С — субдоминант.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав почвенных водорослей придорожных газонов

№ площадки	Расстояние от дороги, м	*Cyanophyta*		*Chlorophyta*		*Xanthophyta*		*Bacillariophyta*		Всего	
		1980	1994	1980	1994	1980	1994	1980	1994	1980	1994
1	1	2	4	11	4	1	1	2	2	16	11
2	5	6	0	16	6	2	1	3	1	27	8
3	20	4	8	11	10	1	2	2	2	18	22
4	40	5	2	19	9	3	2	4	2	31	15
Всего по участкам		11	9	30	16	4	4	4	4	49	33

Если разделить обследованные местообитания на 2 группы (первую, включающую площадки, расположенные на расстоянии 1 и 5 м от полотна дороги, и вторую, с площадками на расстоянии 20 и 40 м), то обнаруживается ряд закономерностей. Сумма баллов обилия популяций почвенных водорослей первой и второй группы местообитаний в 1980 г. была равной. Можно предположить, что при существовавшей антропогенной нагрузке механизмы, направленные на поддержание стабильности альгогруппировок, справлялись с воздействием неблагоприятных факторов. В 1994 г. картина кардинально изменилась. Суммарное обилие популяций почвенных водоро-

ТАБЛИЦА 3

Количественная структура (сумма баллов обилия популяций) альгогруппировок городских газонов

№ площадки	Расстояние от дороги, м	*Cyanophyta*		*Chlorophyta*		*Xanthophyta*		*Bacillariophyta*		Всего	
		1980	1994	1980	1994	1980	1994	1980	1994	1980	1994
1	1	16	4	69	4	2	1	17	7	104	16
2	5	25	0	92	8	2	1	19	1	138	10
3	20	17	31	28	40	1	8	16	20	62	99
4	40	25	6	101	33	7	2	41	15	174	56
Всего по участкам		83	41	290	85	12	12	93	43	478	181

слей первой группы местообитаний более чем в 6 раз снизилось по сравнению с данным показателем второй группы местообитаний. Если сравнивать суммарное обилие популяций альгогруппировок каждой группы местообитаний по годам между собой, то наблюдается 10-кратная разница по первой и почти 3-кратная разница по второй группе местообитаний. Вероятнее всего это связано с возросшей антропогенной нагрузкой на альгогруппировки, при которой механизмы, поддерживающие их стабильность, не смогли компенсировать воздействие дестабилизирующих факторов, качественные и количественные параметры альгогруппировок перешли на более низкий уровень и в итоге произошла смена альгогруппировок. Если принимать устойчивость фитоценоза как способность противостоять внешним изменениям среды и сохранять неизменность флористического состава, количественных соотношений видов в данном растительном сообществе и их взаимосвязей в течение некоторого интервала времени (Миркин и др., 1989), то, по-видимому, в условиях постоянно возрастающего техногенного воздействия альгогруппировки придорожных газонов следует рассматривать как сериальные.

Представленный выше материал позволил выявить тенденции изменения альгогруппировок придорожных газонов во времени, установить частные закономерности изменения качественного состава и количественных характеристик в зависимости от расстояния до дороги. Для получения более общей картины мы попытались проанализировать имеющиеся данные в целом. При этом в анализ включены результаты дополнительных исследований, проведенных на других участках той же автомагистрали, где располагались стационарные учетные площадки. Кроме того, включены

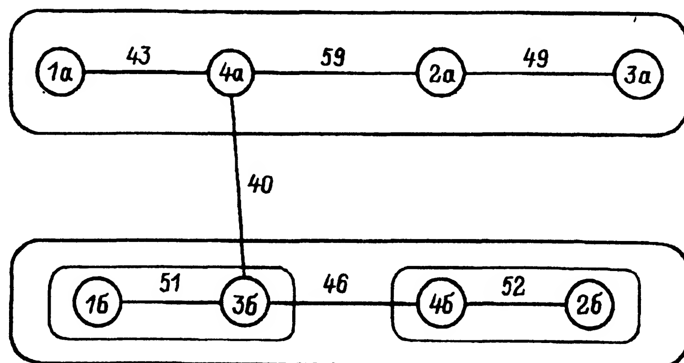


Рис. 2. Дендрит, отражающий сходство альгофлор городских газонов.
Объяснения в тексте.

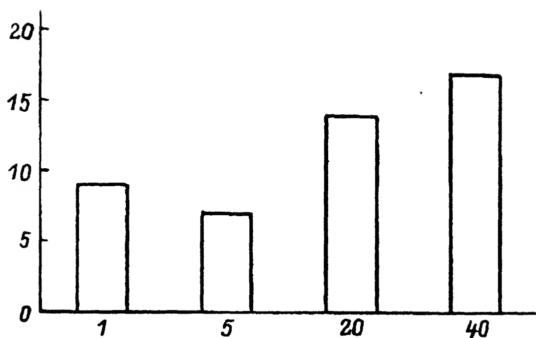


Рис. 3. Число видов, приходящихся на одну пробу, в зависимости от расстояния до полотна дороги. На оси абсцисс — расстояние, м; на оси ординат — число видов.

результаты исследований альгогруппировок данной автомагистрали, проведенные в 1993 г.

Общее число выявленных видов зависит не только от особенностей местообитания, но и от числа проанализированных проб. При исследовании ранее описанных альгогруппировок на каждой учетной площадке (№ 1—4) (рис. 1) было взято равное число проб, что позволило без проведения дополнительных процедур сравнивать эти альгогруппировки. С привлечением добавочного материала число проанализированных проб из каждого местообитания стало неодинаковым. Для получения сопоставимых данных рассчитывали среднее число видов на одну пробу по каждому местообитанию (рис. 3), при этом наиболее высокие значения этого показателя обнаружены в альгогруппировках, удаленных от дороги на расстояние 15—40 м. На площадках, расположенных ближе к дороге, число видов, приходящихся на одну пробу, меньше. Минимальные значения данного показателя выявлены на расстоянии 2—5 м. Это, по-видимому, объясняется особенностями распределения выбросов автотранспорта. Установлено, что бóльшая часть токсикантов оседает на расстоянии до 5 м от полотна дороги. Кроме того, соли, применяемые для усиления таяния льда на проезжей части, приводят к засолению близлежащей почвы (Клауснитцер, 1990). Почва по обочинам дорог, особенно на территории города, сильно уплотнена и часто более щелочная, чем вдали от них (Лепнева, Обухов, 1987).

В экологии существует гипотеза «промежуточного нарушения», согласно которой максимальное разнообразие сохраняется при средней интенсивности воздействия нарушающих факторов (Connel, 1978, цит. по: Бигон и др., 1989). По-видимому, такое нарушение для группировок почвенных водорослей имеет место на расстоянии 15—40 м. «Среднее нарушение» наблюдается, например, в буферной зоне около медеплавильных комбинатов. Так, в окр. Карабашского медеплавильного комбината (Южный Урал), в буферной зоне видовое разнообразие и численность почвенных водорослей возросли в 1.4 раза, биомасса — более чем в 7 раз, продукция — в 8, скорость обновления органического вещества водорослей — в 12 раз по сравнению с фоновой зоной (Кабиров, 1991).

В табл. 4 приведены матрицы коэффициентов флористического сходства альгогруппировок (по Съеренсену — левый нижний угол) и коэффициентов сходства систематических структур (по Спирмену, число видов в порядках, — правый верхний угол). Коэффициенты рассчитаны на основании общего списка почвенных водорослей, включающего данные за все годы исследований. Из табл. 4 видно, что наибольшим флористическим сходством альгогруппировок обладают площадки, расположенные на расстоянии 5 и 20 м. На этих же площадках наблюдалось наибольшее сходство систематической структуры альгогруппировок. При переходе на более высокий уровень (число видов в отделе) сходство систематических структур возрастало (табл. 5). Альгогруппировки площадок, расположенных на расстоянии 1, 5 и

ТАБЛИЦА 4

Матрица значений коэффициентов сходства флористического состава и систематической структуры альгогруппировок придорожных газонов

	1 м	5 м	20 м	40 м
1 м		0.67	0.51	0.35
5 м	0.55		0.85	0.61
20 м	0.40	0.59		0.52
40 м	0.50	0.57	0.51	

20 м от дороги, имели на этом уровне идентичную систематическую структуру (коэффициент Спирмена равен 1).

При оценке роли отдельных видов почвенных водорослей в исследованных альгогруппировках использовали коэффициент эколого-ценотической значимости (ЭЦЗ). Он учитывает как встречаемость, так и обилие видов. В процентном отношении среди видов с высоким значением ЭЦЗ преобладали зеленые водоросли. Приводим 10 видов с наиболее высокими значениями ЭЦЗ: *Hantzschia amphioxys* var. *amphioxys* — 0.98, *Microcoleus vaginatus* — 0.97, *Dictyococcus varians* — 0.70, *Chlamydomonas gloeogama* f. *gloeogama* — 0.50, *C. atactogama* — 0.42, *Phormidium autumnale* — 0.42, *Navicula mutica* var. *nivalis* — 0.38, *N. pelliculosa* — 0.35, *Chlorella vulgaris* — 0.34, *Heterothrix exilis* — 0.33.

По мере приближения к источнику загрязнения популяции чувствительных видов снижали свое обилие, освобождающиеся экологические ниши занимали более толерантные виды. Например, ход кривых обилия двух диатомовых водорослей *Navicula mutica* var. *mutica* и *N. mutica* var. *ventricosa*, и зеленых *Leptosira terricola* и *Stichococcus bacillaris* имел в общих чертах зеркальную симметрию (рис. 4). Такой ход кривых указывает на схожесть экологических ниш пар *Navicula mutica* var. *mutica—Stichococcus bacillaris* и *Navicula mutica* var. *ventricosa—Leptosira terricola.* У первой пары видов при приближении к источнику загрязнения обилие снижалось, у второй — увеличивалось.

Анализ экологической структуры альгогруппировок проводили на основе классификации экобиоморф, разработанной Э. А. Штиной (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Располагая индексы жизненных форм почвенных водорослей в порядке убывания доли той или иной из них, можно получить формулу, характеризующую экологическую структуру альгогруппировок (Алексахина, Штина, 1984). Если взять только 5 первых индексов, то получим следующие экологические формулы альгогруппировок: 1 м — Ch(PX)(CB); 2—5 м — CChX(PCf); 15—20 м — Ch(CfC)PX; 30—40 м — (CChX)HB. В скобках приведены индексы жизненных форм, имеющих одинаковые доли в составе альгогруппировки. При сопоставлении указанных формул видно, что преоблада-

ТАБЛИЦА 5

Матрица значений коэффициентов сходства систематической структуры (по Спирмену, рассчитана по числу видов в отделе) альгогруппировок придорожных газонов

1 м	1			
5 м	1	5		
20 м	1	1	20	
40 м	0.96	0.96	0.96	40

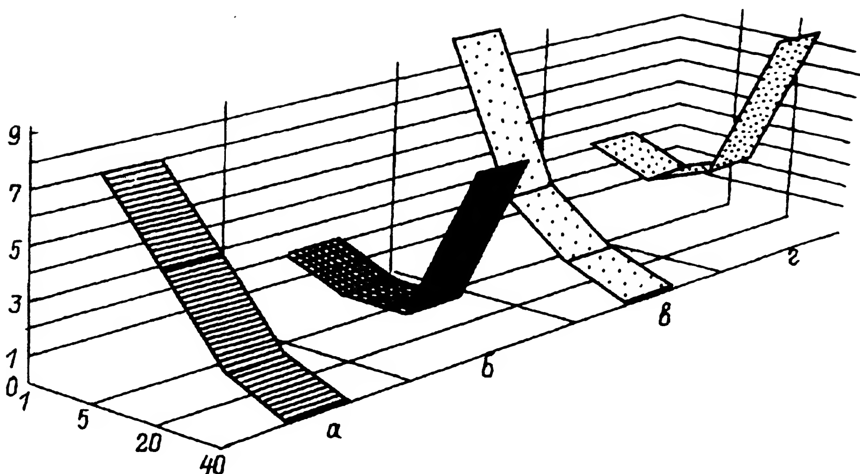


Рис. 4. Ход кривых обилия популяций в альгогруппировках придорожных газонов.

Популяции: *а* — *Leptosira terricola*, *б* — *Stichococcus bacillaris*, *в* — *Navicula mutica* var. *ventricosa*, *г* — *N. mutica* var. *mutica*. На оси абсцисс — обилие в баллах; на оси ординат — расстояние до полотна дороги, м.

ющими жизненными формами являются Ch- и C-формы. По определению Э. А. Штиной (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984), Ch-форма объединяет 1-клеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли, отличающиеся исключительной выносливостью к различным экстремальным условиям. C-форма включает клеточные, колониальные и нитчатые водоросли, которые могут образовывать обильную слизь. В альгогруппировках придорожных газонов наиболее многочисленными представителями данной жизненной формы являются представители рода *Chlamydomonas*, которые при неблагоприятных условиях способны быстро переходить в пальмеллевидное состояние с образованием мощных слизистых капсул. Как известно (Голлербах, Штина, 1969), слизистые чехлы обладают высокой водоудерживающей способностью, они также препятствуют проникновению токсикантов из окружающей среды в клетку. В литературе есть данные о защитной роли слизи для почвенных водорослей (Величко, 1985; Sorentino, 1985). Для сравнения можно привести экологические формулы, рассчитанные Т. И. Алексахиной и Э. А. Штиной (1984) для лесных фитоценозов — XCPChH; тундровых почв — CXPHCh; всех почв бывшего СССР — CXChPH. Как видно, в этих случаях наряду с C-формой преобладающей является X-форма, объединяющая 1-клеточные желтозеленые и многие зеленые, теневыносливые, но не устойчивые против засухи и экстремальных температур. Надо отметить, что большинство желтозеленых водорослей чувствительны к воздействию антропогенных факторов (Штина, Некрасова, 1988; Кабиров, 1989, 1990).

Заключение

В альгогруппировках придорожных газонов большим числом видов были представлены отделы *Chlorophyta* и *Cyanophyta*. Среди зеленых водорослей преобладали 1-клеточные, характеризующиеся высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды за счет особенностей своего протопласта или за счет защитной роли слизистых чехлов.

Среди представителей 4 отделов водорослей, наиболее распространенных в наземных экосистемах, синезеленые и желтозеленые являются наиболее чувствительными к воздействию тяжелых металлов. Интенсивное развитие на исследованных газонах синезеленых, возможно, связано с тем, что уплотненная почва и наличие

участков, где высшая растительность отсутствует или сильно угнетена, являются благоприятными факторами для развития нитчатых форм синезеленых водорослей. Кроме того, большинство обнаруженных синезеленых имеют слизистые чехлы, защищающие их от воздействия тяжелых металлов (Штина, Голлербах, 1976; Metting, 1981).

За 14 лет, прошедших с первого наблюдения, в условиях хронического загрязнения выбросами автотранспорта произошла деградация альгогруппировок придорожных газонов. За этот промежуток времени уменьшилось видовое разнообразие, снизилось обилие популяций, упростилась систематическая структура альгогруппировок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 150 с.

Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей // Загрязнение придорожной среды выбросами автотранспорта. Рига, 1980. С. 28—46.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х томах. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Величко И. М. Влияние тяжелых металлов на физиологические показатели зеленых нитчатых водорослей // Деп. ВИНИТИ 10 апр. 1985 г. № 2406-85.

Воронцова С. Д. Экологические аспекты планирования транспортных систем городских агломераций // Экономические и социально-правовые принципы экологической безопасности. Л., 1991. С. 51—55.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.

Кабиров Р. Р. О почвенных водорослях городских территорий // Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. 1983. 11—14 мая, Донецк. Л., 1983. С. 84.

Кабиров Р. Р. Почвенные водоросли железорудных отвалов Южного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 208—216.

Кабиров Р. Р. Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1717—1727.

Кабиров Р. Р. Роль почвенных водорослей в поддержании устойчивости наземных экосистем // Альгология. 1991. Т. 1. № 1. С. 60—68.

Кабиров Р. Р., Шилова И. И. Почвенные водоросли свалок и полигонов твердых бытовых и промышленных отходов в условиях крупного промышленного города // Экология. 1990. № 5. С. 10—18.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны М., 1990. 246 с.

Лепнева О. М., Обухов А. И. Состояние свинца в системе почва—растение в зонах влияния автомагистралей // Свинец в окружающей среде. М., 1987. С. 149—166.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Никифорова Е. М. Техногенные ареалы рассеяния свинца, связанные с выхлопными газами автотранспорта // Методология и методика почвенных и ландшафтных геохимических исследований. М., 1977. С. 126—150.

Очерки по физической географии г. Уфы и его окрестностей // Уч. зап. Башкирск. гос. ун-та. Сер. геогр. 1970. Вып. 37. № 3. С. 3—98.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 240 с.

Штина Э. А., Некрасова К. А. Водоросли загрязненных нефтью почв // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М., 1988. С. 57—81.

Agraval I. K., Pay K. P. S., Desal S. I. Effect of lead from motor-vehicle exhausts on plant and soil along a major thoroughfare in Barsda-city // Int. J. Environ. Stud. 1980. Vol. 14. N 4. P. 313—316.

Blume H. P., Hillriegel R. A. Blei- und Cadmium-Status Berliner Boden // Ztschr. Pflantzenernähr. Bodenk. 1981. B 144. S. 181—186.

Czarnowska K. Akumulacja metali eiezkich w glebach roslihach i neektorych zwierzetach na terenie Warszawy // Roszn. gleboznawcze. 1980. T. 31. S. 77—110.

Metting B. The systematics and ecology of soilalgae // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. N 2. P. 195—312.

Rauta C., Cicotti M., Budeag E. Aspecte privind poluarea cu plumb a solului din preajma unor cai de trafic rutier // An. Inst. cerc. pentry ped: ai agrochem. 1980. Vol. 4. P. 235—241.
Sorentino C. Copper resistance in *Hormidium fluitans* (Gey) Heering (*Ulotrichaceae, Chlorophyceae*) // Phycologia. 1985. Vol. 24. N 3. P. 366—368.
Warren H. Trace element anomalies in urban environment. A challenge for geologists and geographers // West Miners. 1976. Vol. 49. N 12. P. 11—20.

Уфимский научный центр РАН
Башкирский государственный
педагогический институт
Уфа

Получено 26 VI 1995

SUMMARY

Species composition and quantitative characteristics of soil algal groupings have been studied in the unirrigated greens situated along the main highway of the large industrial sity. The pattern of changes in their systematic and ecological structures has been analysed relative to the distance from the highway bad. The species resistant to soil pollution caused by motor transport have been recognized.

УДК 582.29 : 581.4 : 581.5 : 581.151

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Т. Н. Отнюкова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ *CLADINA STELLARIS* (*CLADONIACEAE, LICHENES*) КАК ПОКАЗАТЕЛЬ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ[1]

T. N. OTNYUKOVA. MORPHOLOGICAL CONDITIONS OF *CLADINA STELLARIS* (*CLADONIACEAE, LICHENES*) AS A DIAGNOSTIC FEATURE OF ATMOSPHERIC POLLUTION

Установлено, что единым признаком для всех популяций напочвенного лишайника *Cladina stellaris*, находящихся на различных расстояниях от источника загрязнения (Норильский промышленный район), является отсутствие в растущих кончиках подециев (слоевища) водоросли как наиболее чувствительного компонента лишайникового симбиоза. Проведено сравнение степени морфологической деформации внешней поверхности лишайника с расстоянием от источника загрязнения и уровнем накопления серы в слоевище. Предложено использовать морфологические состояния *C. stellaris* для диагностики обнаружения атмосферного загрязнения в арктическом и субарктическом секторах Сибири на значительном удалении от источника загрязнения.

Сложившаяся и отработанная в течение многих десятилетий практика использования лишайников в качестве биоиндикаторов загрязнения атмосферы основывается на анализе главным образом эпифитных лишайников (Air pollution..., 1973; Hawksworth, Rose, 1976; Голубкова, Малышева, 1978; Skye, 1979; Мартин, 1982; Мартин, Ээнсаар, 1983; Трасс и др., 1987; Горшков, 1990а, 1991, и др.).

Напочвенные лишайники как наиболее устойчивые по сравнению с эпифитными в качестве индикаторов атмосферного загрязнения почти не рассматриваются. Известны лабораторные эксперименты по выявлению физиолого-биохимических аспектов повреждаемости напочвенных лишайников от диоксида серы (Puckett et al., 1977; Tomassini et al., 1977; Moser et al., 1980, 1983). Проведены также экспериментальные работы по выявлению влияния имитированных кислых осадков на напочвенные лишайники в природных условиях и получены данные по уменьшению их роста,

---

[1] Материал статьи доложен на Международной конференции «Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики» 12—16 декабря 1995 г. (Санкт-Петербург).

снижению фотосинтеза и других физиологических показателей (Lechowicz, 1982, 1987; Hutchinson et al., 1986, 1987; Scott, Hutchinson, 1987, 1989a); обнаружено возникновение аномальных морфологических структур на слоевищах лишайников (Scott, Hutchinson, 1989b, 1990). Морфологические изменения у напочвенных лишайников, находящихся под воздействием атмосферного загрязнения, наблюдаются и в природных условиях (Власова, 1987, 1989; Горшков, 1990б; Otnyukova, 1993). Так, В. В. Горшков (1990а) отмечает наличие деформированных подециев у видов рода *Cladina* на расстоянии 8—30 км от источника загрязнения (комбинат «Североникель», Кольский п-ов). Т. М. Власова (1989) приводит следующие внешние признаки повреждения лишайников на расстоянии 70—120 км от Норильского горно-металлургического комбината: изменение окраски подециев и слоевищ (серовато-черноватый оттенок), наличие шиповидных выростов, усиление бугорчатости корового слоя.

M. Scott и T. Hutchinson (1989b, 1990) предложили использовать в качестве индикаторов ранних стадий повреждения лесов от атмосферного кислотного загрязнения аномальные структуры, появившиеся на слоевищах широко распространенных видов лишайников в результате многолетнего воздействия имитированных кислых осадков. Выросты на лишайниках, аналогичные наблюдаемым в эксперименте у *Cladina rangiferina* (Scott, Hutchinson, 1989b: fig. 2), обнаружены автором настоящей статьи на севере Красноярского края в радиусе примерно 100 км от Норильского горно-металлургического комбината на подециях (слоевищах) многих видов сем. *Cladoniaceae* (Otnyukova, 1993). Однако подобные аномальные образования нельзя считать ранними признаками поражения лишайников, так как они возникли в зоне импактного загрязнения. Следует отметить, что и экспериментальные результаты получены при довольно жестких условиях опыта (смесь серной и азотной кислот в соотношении 2 : 1 при pH 2.5—3.5) (Scott, Hutchinson, 1989b). Эти эксперименты можно рассматривать как подтверждение возникновения аномалий у лишайников под воздействием кислотного загрязнения.

Таким образом, вышеприведенные литературные данные о морфологических изменениях напочвенных лишайников в результате влияния на них загрязняющих веществ позволяют обратить более пристальное внимание на лишайники напочвенного покрова, в частности на виды рода *Cladina*, как на объект биодиагностики атмосферного загрязнения. Цель данной статьи — показать на примере ягельного лишайника *C. stellaris* (Opiz.) Brodo основные морфологические признаки повреждений напочвенных лишайников атмосферными загрязнителями, связать их с уровнем накопления серы в слоевище лишайника и использовать в качестве индикаторов ранних стадий загрязнения. Данный вид широко распространен в различных типах растительных сообществ, морфологически легко распознаваем в природных условиях, независимо от степени антропогенной деформации и естественной изменчивости.

Биологические и морфологические особенности рода *Cladina*

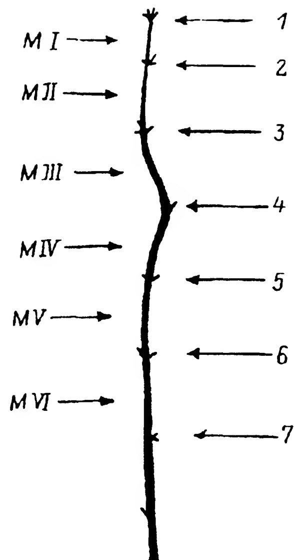
Рассматривая представителей рода *Cladina* в качестве индикаторов загрязнения, следует учитывать некоторые особенности их морфологии и биологии роста.

Как было установлено А. С. Салазкиным (1937) и подтверждено исследованиями К. И. Игошиной (1939) и В. Н. Андреева (1954), ветвление подеция представителей рода *Cladina* на Крайнем Севере происходит раз в год. Примерно в середине лета (июнь—июль) на верхушке подеция закладывается 2—5-раздельный (в зависимости от вида) зачаток, который в августе—сентябре этого же года бывает представлен уже хорошо оформившимся многораздельным «рожком». На следующий год, летом, на верхушке каждого отростка рожка закладываются аналогичные зачатки, которые с середины следующего года также ветвятся, и т. д. Отрезки между боковыми ответвлениями подеция Салазкин (1937) назвал «коленом»; согласно T. Ahti (1961), эти отрезки называются междоузлиями (рис. 1).

Кроме того, было установлено (Салазкин, 1937), что в пределах одной ягельной дернины длина междоузлий у всех подециев более или менее одинакова, являясь

Рис. 1. Схема ветвления подеция у *Cladina.*

1—7 — номер ветвления: *1* — 1-е ветвление — «рожок», заложенный в год сбора образца (1-й год роста верхушки); *2* — 2-е ветвление — ответвление предыдущего года (2-й год роста верхушки) и т. д. *М*I — междоузлие I, отрезок подеция между 1-м и 2-м ветвлениями; *М*II — междоузлие II, отрезок подеция между 2-м и 3-м ветвлениями и т. д.



величиной постоянной, характерной для данного ягельника. В неповрежденном ягельном покрове смежные растения, достигшие одинаковой высоты, имеют, при почти одинаковой длине междоузлий, также почти одинаковое их число, и это число у смежных растений редко уклоняется более чем на 1 или 2 междоузлия. Число междоузлий соответствует годам роста подеция.

Развитие подеция представляет собой результат роста грибных гиф и деления водорослевых клеток (Окснер, 1974). Морфологически виды рода *Cladina* характеризуются отсутствием корового слоя, имеется только сердцевинный, который состоит из 2 структурных элементов — рыхлого внешнего и хрящевидного внутреннего. По окраске сердцевинный слой обычно белый за счет бесцветных грибных гиф, сероватый или зеленоватый оттенок подециям придают просвечивающие сквозь внешнюю поверхность рыхлого сердцевинного слоя лежащие в его глубине клетки водорослей.

В развитии водорослевого слоя происходят следующие отклонения: при лимитировании водоросли по питанию ее клетки не растут и не делятся (Ahmajian, Hill, 1972); адвентивные (боковые) выросты кладоний иногда не содержат водорослей (Thomas, 1939).

Отсутствие водорослевых клеток на некоторых адвентивных (боковых) выростах слоевища у представителей данного семейства в целом явление иногда встречающееся; такие случаи объясняются, например, недостатком света для развития водоросли (Thomas, 1939). В то же время эксперименты по выращиванию кладоний показали, что в чистой культуре водоросли размещены по всей длине подеция вплоть до верхушки (Thomas, 1939).

Предположение о живучести и относительной автономности грибных гиф по сравнению с водорослевыми клетками высказывалось еще ветеранами лихенологии (Еленкин, 1906; Андреев, 1954), полагавшими, что после естественного отмирания водоросли в нижней части подеция гриб продолжает некоторое время существовать. В отмирающей части подеция «возможно существование в течение некоторого времени грибного компонента, несколько переживающего водоросль» (Андреев, 1954 : 18), за счет верхней части подеция, снабженной водорослями («гонидиями», Еленкин, 1906).[2]

По аналогии с другими лишайниками, например видами *Pertusaria*, у которых известен на периферии слоевища мицелиальный край, образованный только гифами и не содержащий клеток водорослей,[3] можно предположить, что грибной компонент представителей рода *Cladina* (и сем. *Cladoniaceae* в целом) также характеризуется опережающим ростом по сравнению с размножением и ростом водорослевого компонента.

---

[2] Продолжительность этого периода до настоящего времени не установлена.

[3] W. Nienburg (цит. по: Окснер, 1974) впервые установил, что у *Pertusaria* в периферическую мицелиальную зону, все время опережающую рост водорослевого компонента, водоросли позднее переносятся двигающими гифами.

Материал и методика

Исследования проводили в 1990—1992 гг. в северных районах Красноярского края (плато Путорана), находящихся под техногенным воздействием Норильского горно-металлургического комплекса (НГМК). Фитотоксический эффект от действия данного источника загрязнения, по некоторым литературным данным, наблюдается на расстоянии от 200 (Власова, Филипчук, 1990) до 300 км (Otnyukova, 1993). Отрицательное влияние оказывают серосодержащие газовые выбросы (около 2.2 млн т/год) (Власова, Филипчук, 1990; Ковалев, Филипчук, 1990).

Обследовано более 30 пунктов, расположенных по градиенту распространения загрязняющих веществ в южном и юго-восточном направлениях (на расстоянии 50—300 км от источника загрязнения) и по зонам возможных боковых выбросов в северо-западном (10—120) и восточно-северо-восточном (10—150) направлениях. Здесь по долинам и склонам террас рек и озер на высоте 200—400 м над ур. м. в основном распространены редкостойные лиственничные и лиственнично-еловые леса с хорошо развитым мохово-лишайниковым покровом. Покрытие лишайников полное, доля участия *Cladina stellaris* составляет от 5 до 100 %.

Образцы лишайников отбирали с таким расчетом, чтобы на каждую часть лишайникового покрова площадью не более 500 см^2 приходилось по одному образцу размером 5.0—2.5 см. Учитывали приуроченность образцов к открытым пространствам и кустарничкам. В зависимости от плотности лишайниковой дернины в отобранных образцах отмечено от 20 до 50 особей (подециев, слоевищ). Анализ морфологического состояния 5—10 подециев из каждого образца проводили под бинокуляром с насадкой для фотоаппарата, образцы фотографировали, с фотографий делали рисунки.

Как было установлено ранее (Салазкин, 1937), в неповрежденном (механически) ягельном покрове смежные подеции имеют сходные показатели: одинаковую высоту и длину, одинаковое число междоузлий. Анализ собранного материала показал, что эта закономерность также справедлива и для поврежденного атмосферными осадками лишайникового покрова: помимо перечисленных выше характеристик подеции одного образца имели однотипные повреждения. Было обнаружено до 10 аномалий роста лишайников (Otnyukova, 1993). Все эти изменения характеризуются в той или иной степени выраженной буторчатостью внешнего сердцевинного слоя за счет неравномерного размещения в нем водорослевых клеток. По степени угнетения развития водорослевого слоя выделено несколько типов морфологического состояния лишайников, в настоящей работе рассматриваются только 3: нормальное, слабо угнетенное и сильно угнетенное. В среднем 75—85 % отобранных образцов отражают типичное состояние лишайников в каждом конкретном исследованном пункте. Отклонения от основного типа в сторону более тяжелой патологии и наименьшего поражения составляет 15—25 %. Такие образцы приурочены или к разреженной периферийной части лишайникового пятна, или к плотному скоплению кустарничков.

Определение общей серы провели в аналитической лаборатории Института биофизики СО РАН (г. Красноярск) по Шенигеру (Кузнецов и др., 1968) с модификацией И. А. Гладченко (озоление мокрое, с кислотами хлорной и азотной в соотношении 1 : 1).

Изучено также морфологическое состояние *C. stellaris* из бассейна р. Енисей (р. Дубчес, сборы В. Д. Перевозниковой, 1993 г.) В качестве контроля взяты лишайники из Северного Забайкалья (Чарская и Муйская котловины, сборы автора, 1975—1979 гг.).

Результаты и обсуждение

В результате настоящего исследования было обнаружено, что найденные в ближайших окрестностях от НГМК (в 80 км к юго-востоку, в 80 км к северо-востоку и 50 км к востоку) живые, но сильно деформированные экземпляры *C. stellaris*, а

также собранные на значительном удалении от источника загрязнения (190—300 км к юго-востоку), внешне здоровые образцы этого же вида имели общий признак поражения: пожелтение кончиков подециев, сильно отличающихся по цвету от основной части слоевища.

Морфологический анализ таких пораженных кончиков показал, что желтоватое окрашивание верхней части подециев обусловлено преобладанием в нескольких периферийных междоузлиях широких промежутков, состоящих только из грибных гиф. Водоросли практически отсутствуют, за исключением редких, единичных или большей частью собранных группами, живых или отмерших клеток. Живые водорослевые клетки обычно в виде различного размера бугорков выступают на поверхности подеция, а отмершие, как правило плоские, скопления клеток примыкают к хрящевидному слою.

В нормальных условиях водоросли попадают в верхнюю часть подеция в результате деления их клеток. Это хорошо заметно на образцах из чистых районов. Однако при внимательном рассмотрении таких образцов всегда можно обнаружить более интенсивно желтоокрашенные по сравнению с основной частью подеция верхушки, в которых водорослевые клетки еще отсутствуют.

Следовательно, массовое изменение окраски кончиков подециев можно рассматривать как результат неблагоприятного внешнего воздействия, при котором либо водорослевые клетки в верхней части подеция плохо растут и слабо делятся, либо водоросли как наиболее чувствительный компонент лишайникового симбиоза погибают.

Следует отметить, что осветление всей внешней поверхности слоевища лишайников — обычное явление в загрязненных районах (Air pollution..., 1973). Механизм пожелтения растущих кончиков подециев у *Cladina* неизвестен. Аналогичное пожелтение (обесцвечивание) растущих поверхностей наблюдается у многих растений (например, пожелтение кончиков хвои у лиственницы и растущих частей пластинки листа), что считается одним из первых визуальных признаков воздействия атмосферных загрязнителей. Лишайники, в отличие от хвои лиственницы и листьев высших растений, являются многолетними организмами, и поэтому внешне наблюдаемые на подециях изменения являются результатом многолетнего неблагоприятного атмосферного воздействия. Кроме того, пожелтевшие кончики у лишайников (имеются в виду только представители рода *Cladina*) появляются при таких незначительных изменениях экологических условий, при которых подобных симптомов у высших растений и других лишайников еще не наблюдается.

Минимальное содержание серы в слоевище *C. stellaris* соответствует морфологическому состоянию лишайника в контроле (см. таблицу; рис. 2, *А*). Слабо угнетенному морфологическому состоянию лишайника соответствует 2-кратное превышение содержания серы по сравнению с контрольным уровнем (см. таблицу; рис. 2, *Б*; 3, *А*). Морфологически отчетливо выраженное, сильно угнетенное состояние слоевищ лишайника характеризуется также максимальными величинами накопления серы (см. таблицу; рис. 2, 3).

Угнетение водорослевого компонента проявляется в том, что ровная однородная поверхность подеция *C. stellaris* становится бугорчатой за счет неравномерного размещения клеток водорослевого слоя (рис. 2).

Согласно определителям лишайников (например, «Определитель лишайников СССР». Т. 5. 1978), бугорчатость наружной поверхности подеция для представителей рода *Cladina* не характерна (иногда редкие бугорки имеются у *C. arbuscula*), появление бугорчатости на подециях является признаком старения. Так, в «Определителе...» (1978) отмечается, что у старых экземпляров *C. mitis* поверхность внешней сердцевины несколько бугорчатая, а в базальной (отмершей) части *C. rangiferina* появляются зеленоватые бугорки.

Scott и Hutchinson (1989b), анализируя после многолетнего имитированного кислотного опрыскивания анатомические срезы *C. rangiferina*, также отмечают не-

Морфологическое состояние лишайника *Cladina stellaris* и содержание общей серы в слоевище (подеции) в зависимости от расстояния и направления от источника загрязнения (Норильский горно-металлургический комплекс)

№ п/п	Местонахождения	Расстояние, км	Направление	Даты сбора	Возраст, лет			Содержание общей серы, %
					части подеция		всего подеция	
					пораженной	живой		
1	Р. Тоненгда (бассейн р. Северная)	285	ЮЮВ	1991	1—3	8—10	16—18	0.039
2	Р. Эндэ (бассейн р. Курейка)	245	ЮВ	1991	2—3	8—10	16—18	—
3	Р. Горбиачин	190	ЮВ	1991	3—4	8—10	15—17	0.047
4	Р. Кулюмбэ	145	ЮВ	1991	3—4	8—10	18—20	0.054
5	Р. Тыгок (оз. Хантайское)	105	ЮВ	1992	4—5(6)	6—8(9)	15—18	0.076
6	Оз. Тоннель	90	ЮЮВ	1992	4—5(6)	6—8(9)	14—17	0.060
7	Р. Кета-Ирбо	80	ЮВ	1990	4—5(6)	6—7(8)	11—16	0.071
8	Оз. Мелкое	50	В	1992	4—5(6)	6—7(8)	14—16	—
9	Р. Нералах (оз. Лама)	80	СВ	1991	4—5	7—9	14—16	—
10	Р. Микчанда (оз. Лама)	110	СВ	1992	3—4	7—9	16—18	0.068
11	Р. Капчук (оз. Лама)	130	СВ	1992	3—4	7—9(10)	15—17	0.079
12	Р. Бунисяк (оз. Лама)	150	СВ	1992	3—4	7—9(10)	16—18	—

Примечание. Содержание общей серы у популяций из чистых районов, %: Северное Забайкалье (Чарская котловина) — 0.021; бас. р. Енисей (р. Дубчес) — 0.037.

характерное для нормального состояния лишайника скопление водорослей (algal clusters). Они заостряют внимание на этом признаке и считают его важным доказательством неблагоприятного воздействия на лишайники кислых осадков.

Таким образом, появление бугорков (скопления водорослевых клеток с рыхло оплетающими их грибными гифами) на поверхности живых частей подециев у *Cladina* можно считать результатом неблагоприятных условий существования.

На рис. 2, *А* показана поверхность подеция, свойственная нормальному состоянию *C. stellaris*. Такая поверхность обнаруживается у популяций из чистых районов (Северное Забайкалье).

На рис. 2, *Б—Г* показаны в разной степени морфологически выраженные деформации внешней поверхности за счет неравномерного развития водорослевого слоя.

Слабая деформация внешней поверхности (неровность, пятнистость) у представителей рода *Cladina* наблюдается часто и в естественных условиях, и скопление водоросли можно расценивать как ее адаптацию к постоянно меняющимся (на уровне фоновых или близких к фоновым) концентрациям загрязняющих веществ в атмосфере. Следует особо отметить, что любая аномалия поверхности у *Cladina* сохраняется на подециях. По-видимому, в случае околофонового уровня загрязнения неравномерное размещение водоросли по подецию происходит постоянно, формируя пятнистую, комковато-паутинистую поверхность (рис. 2, *Б*).

При усилении атмосферного загрязнения нарушение равномерного распределения водоросли по подецию проявляется наиболее сильно (рис. 2, *В, Г*). Наблюдаются подеции с бугристо-выпяченными скоплениями водорослевых клеток (рис. 2, *В*) и широкими желтоватоокрашенными, состоящими только из грибных гиф, промежутками между ними (рис. 2, *Г*).

Угнетение водорослевого компонента не препятствует росту грибных гиф в течение некоторого времени. Как можно заключить из экспериментов по выращива-

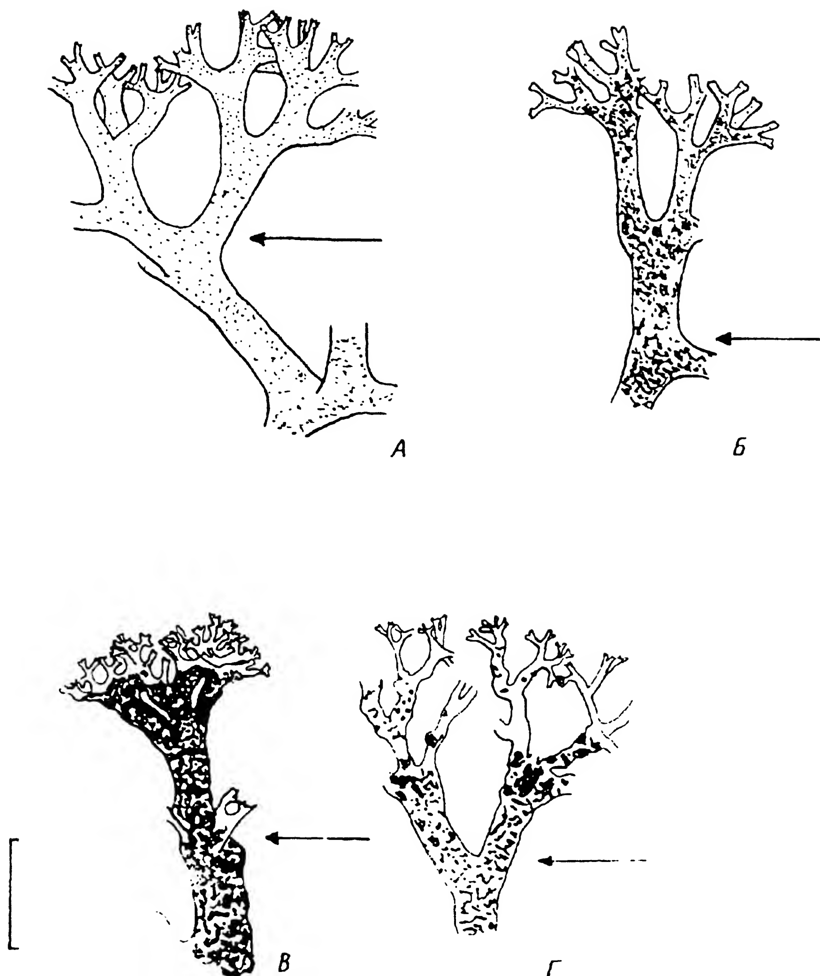


Рис. 2. Морфологическое состояние водорослевого компонента в верхней части подеция у *Cladina stellaris.*

А — нормальное состояние: однородная, паутинисто-компактная поверхность верхних междоузлий подеция (Северное Забайкалье, Чарская котловина); *Б* — угнетенное состояние: пятнистое размещение водорослевого слоя (бассейн р. Енисей, р. Дубчес); *В* — сильно угнетенное состояние: бугорчатое развитие водорослевого слоя (плато Путорана, оз. Тоннель); *Г* — сильно угнетенное состояние: бугристо-выпяченный водорослевый слой с широкими промежутками, состоящими только из грибных гиф между буграми (плато Путорана, р. Тыгок). Стрелками обозначено 7-е ветвление. Масштабная линейка — 5 мм.

нию кладоний в чистой культуре (Thomas, 1939) и предположения об относительной автономности грибного компонента (Еленкин, 1906; Андреев, 1954), описанное выше явление демонстрирует опережение роста грибных гиф по сравнению с водорослью. Анализ морфологического состояния междоузлий и их подсчет позволяет установить, насколько грибной компонент может опережать рост водорослевого компонента.

В процессе роста лишайников водоросли постоянно проникают в верхнюю часть подеция, формируя ровную, однородно-компактную поверхность подеция. При угнетении роста водорослевого компонента рост грибных гиф тем не менее продолжается, в верхней части подеция можно наблюдать 1—2, иногда 3 междоузлия, состоящие только из грибных гиф. По внешнему виду верхушки таких подециев сильно отличаются от нормально развитых верхушек (сравните рис. 2, *А* и рис. 3, *А*). Несодержащие водоросли кончики подециев резко утончены и состоят практически из

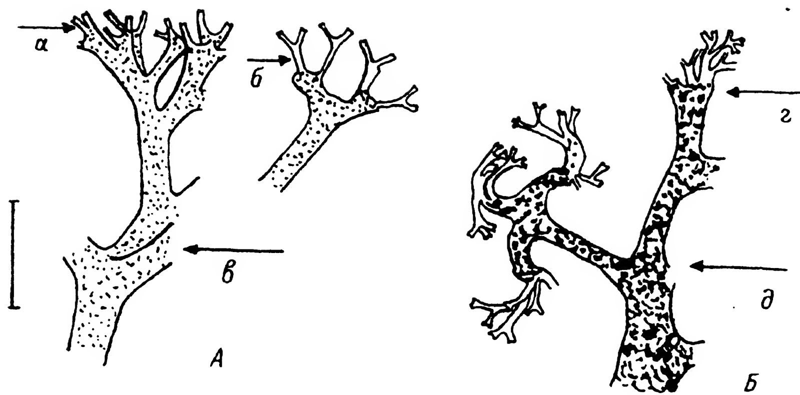


Рис. 3. Морфологическое состояние грибного компонента в верхней части подеция у *Cladina stellaris.*

А — части подеция с верхними утонченными междоузлиями: слева — с одним, справа — с двумя (плато Путорана, бассейн р. Северная); *Б* — часть подеция с четырьмя деформированными верхними междоузлиями (плато Путорана, р. Тыгок). Стрелками обозначены: *а* — междоузлие I; *б* — междоузлие II; *в* — 7-е ветвление; *г* — 5-е ветвление; *д* — 7-е ветвление. Масштабная линейка — 5 мм.

хрящевидного слоя и тонкого слоя рыхло сплетенных грибных гиф. На отдельных веточках встречаются участки с выступающими единичными или несколькими водорослевыми бугорками. Однако неравномерное деление водорослевых клеток в верхней части подеция, в конце концов, неблагоприятно сказывается на развитии грибного компонента и на росте подеция в целом. Верхушки подециев, состоящие из 3—4(5) междоузлий, растущих только за счет грибных гиф, морфологически сильно изменены и деформированы, и их верхняя часть практически не содержит водорослей (рис. 3, *Б*).

Изменение морфологического состояния *C. stellaris* соотносится с расстоянием до источника загрязнения и с содержанием серы в слоевищах (см. таблицу; рис. 2, 3).

На расстоянии 240—300 км от источника загрязнения по основному направлению ветров обнаружены первые признаки изменения окраски кончиков подециев у *C. stellaris.* Ясно заметны пожелтевшие кончики, но подеции не деформированы и пропорционально развиты. Содержание серы почти в 2 раза превышает контрольный уровень. Водоросли отсутствуют в 1—2 верхних междоузлиях. Такое состояние лишайника означает, что в год сбора образцов (август 1991 г.) рост верхней, не содержащей водоросли, части подеция продолжался с учетом ответвления и 1—2 пораженных междоузлий в течение 2—3 лет только за счет грибных гиф.

На расстоянии 50—150 км от источника загрязнения напочвенный лишайниковый покров сложен сильно деформированными, с желтоокрашенными кончиками, слоевищами *C. stellaris.* Содержание серы в таких образцах в 3—4 раза превышает контрольный уровень. Анализ их морфологического состояния показал, что несмотря на неблагоприятные экологические условия, подеции продолжали рост, на их верхушках закладывались очередные (вплоть до 5-го) междоузлия, не содержащие водорослей. С учетом ответвления, заложенного в год сбора (август 1990 г.), и 4(5) обесцвеченных междоузлий рост подециев продолжался в течение 5(6) лет только за счет роста грибных гиф. 4—5(6)-летние верхушки подециев *C. stellaris* имеют сильно утонченные междоузлия, не пропорциональные размерам нижней части слоевища, состоящие из внутреннего хрящевидного слоя с тонким оплетением гиф внешнего рыхлого сердцевинного слоя.

По-видимому, дальнейший рост грибных гиф без нормального развития водорослевого компонента невозможен. В свою очередь водорослевые клетки не попадают в сильно деформированные междоузлия верхней части подеция.

Такое состояние лишайника свидетельствует о его отмирании за счет неспособности продлить или хотя бы восстановить со временем нормальный верхушечный рост, с одной стороны, и процесса естественного отмирания и разложения подециев снизу, с другой стороны.

Таким образом, в качестве объекта ранней индикации загрязнения атмосферы на значительном удалении от источника загрязнения может быть использован напочвенный лишайник *C. stellaris*. Данный вид широко распространен во многих типах растительных сообществ, морфологически изменяется под влиянием загрязнения и независимо от степени антропогенной деформации и естественной изменчивости легко идентифицируется как вид. Анализируемый признак — изменение окраски кончиков подециев — наблюдается в условиях как слабого, так и сильного атмосферного загрязнения, при котором возможно существование вида.

Выражаю признательность И. А. Гладченко за химический анализ лишайниковых образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Геоботаника. М.—Л., 1954. Т. 9. С. 9—74.

Власова Т. М. Состояние лишайников в условиях атмосферного загрязнения // Научно-технический бюллетень. Новосибирск, 1987. Вып. 24—25. С. 27—30.

Власова Т. М. Влияние промышленных эмиссий на лишайники // Научно-технический бюллетень. Новосибирск, 1989. Вып. 1—2. С. 51—55.

Власова Т. М., Филипчук А. Н. Выбор индикаторов для организации локального мониторинга северных лесов в условиях аэротехногенного воздействия // Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие. М., 1990. Ч. 4. С. 6—17.

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферного загрязнения г. Казани // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1145—1154.

Горшков В. В. Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных сосновых лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990а. С. 144—159.

Горшков В. В. Напочвенный лишайниковый покров // Влияние промышленного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990б. С. 141—144.

Горшков В. В. Разрушение эпифитного лишайникового покрова стволов сосен в сосновых лесах Кольского полуострова под действием атмосферного загрязнения // Экология. 1991. № 4. С. 20—27.

Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906. Ч. 1. 185 с.

Игошина К. И. Рост кормовых ягелей на приуральском севере // Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Л., 1939. С. 7—29.

Ковалев Б. И., Филипчук А. Н. Состояние лесов в зоне воздействия промышленных выбросов // Лесное хозяйство. 1990. № 5. С. 36—38.

Кузнецов В. И., Басаргин Н. Н., Мясищева Л. Г. Усовершенствование метода определения серы в растительных объектах по Шенигеру // Агрохимия. 1968. № 3. С. 134—137.

Мартин Л. Н. Флористический состав и распространение эпифитных лишайников в различных условиях загрязнения воздуха // Экология и биология низших растений. Минск, 1982. С. 235—237.

Мартин Л. Н., Ээнсаар А. Лихеноиндикация и математическое моделирование распространения двуокиси серы на территории Таллина // Известия АН ЭССР. 1983. Т. 32. № 3. С. 206—215.

Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Т. 2. С. 1—283.

Определитель лишайников СССР. Т. 5. Кладониевые — акароспоровые. Л., 1978. 304 с.

Салазкин А. С. Быстрота роста кормовых лишайников // Советское оленеводство. 1937. Вып. 11. С. 43—54.

Трасс Х. Х., Пярн А., Цобель К. Лихеноиндикационная оценка степени загрязнения атмосферной среды южного Прибайкалья // Региональный мониторинг состояния озера Байкал. Л., 1987. С. 54—63.

Ahti T. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*) // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. 1961. Vol. 32. N 1. P. 1—161.

Air pollution and lichens. London, 1973. 526 p.

Hawksworth D. L., Rose F. R. Lichens as pollution monitors. London, 1976. 60 p.

Hill D. L., Ahmadjian V. Relationship between carbohydrate movement and the symbiosis in lichens with green algae // Planta. 1972. Vol. 103. N 3. P. 267—277.

Hutchinson T. C., Dixon M., Scott M. The effect of simulated acid rain on feather mosses and lichens of the boreal forest // Water, air, soil pollution. 1986. Vol. 31. P. 409—416.

Hutchinson T. C., Scott M. G., Soto C., Dixon M. The effect of simulated acid rain on boreal forest floor feather moss and lichen species // The responses of forests, grops and wetlands to atmospheric pollution. Berlin, 1987. P. 411—426.

Lechowicz M. J. The effects of simulated acid precipitation on photosynthesis in the caribou lichen *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo // Water, air, soil pollution. 1982. Vol. 18. P. 421—430.

Lechowicz M. J. Resistance of the caribou lichen *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo to growth reduction by simulated acid rain // Water, soil, soil pollution. 1987. Vol. 34. P. 71—77.

Moser T. J., Nash III T. H., Clark W. D. Effects of a long-term sulfur dioxide fumigation on Arctic caribou forage lichens // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 21. P. 2235—2240.

Moser T. J., Nash III T. H., Olafsen A. G. Photosynthetic recovery in arctic caribou forage lichens following a long-term sulfur dioxide fumigation // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. N 1. P. 367—370.

Otnyukova T. N. Morphological changes of terricolous lichens (*Cladoniaceae* family) as an indicator of ecological condition in Siberian subarctic ecosystems // Abstr. Intern. Sympos. on the ecological effects of Arctic airborne contaminants. Reykjavik, 1993. P. 106.

Puckett K. J., Tomassini F. D., Nieboer E., Richardson D. H. S. Potassium efflux by lichen thalli following exposure to aqueous sulphur dioxide // New Phytologist. 1977. Vol. 79. N 1. P. 135—145.

Scott M. G., Hutchinson T. C. Effects of simulated acid rain episode on photosynthesis and recovery in the caribou-forage lichens, *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo and *Cladina rangiferina* (L.) Wigg. // New Phytologist. 1987. Vol. 107. N 3. P. 567—575.

Scott M. G., Hutchinson T. C. A comparison of the effects on Canadian boreal forest lichens of nitric and sulphuric acids as sources of rain acidity // New Phytologist. 1989a. Vol. 111. N 4. P. 663—671.

Scott M. G., Hutchinson T. C. Experiments and observations on epiphytic lichens as early warning sentinels of forest decline // Biologic markers of air-pollution stress and damage in forests. Washington, 1989b. P. 205—215.

Scott M. G., Hutchinson T. C. The use of lichen growth abnormalities as an early warning indicator of forest dieback // Environmental monitoring and assessment. 1990. Vol. 15. P. 213—218.

Skye E. Lichens as biological indicators of air pollution // Ann. Rev. Phytopathology. 1979. Vol. 17. P. 325—341.

Thomas E. A. Uber die Biologie von Flechtenbildern // Beitr. Kryptogamfl. Schweiz. 1939. N 9.

Tomassini F. D., La Voie P., Puckett K. J. et al. The effect of time of exposure to sulphur dioxide on potassium loss from and photosynthesis in the lichen *Cladina rangiferina* (L.) Harm. // New Phytologist. 1977. Vol. 79. N 1. P. 147—155.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 11 I 1996

SUMMARY

The potential of reindeer lichen *Cladina stellaris* as an early indicator of atmospheric pollution is shown using Norilsk metallurgical complex (Krasnoyarsk district) as an example. The color change (yellowing) of podetial tips was found irrespective of the distance from the pollution source. Yellowish portions contained no algal cells indicating the higher sensitivity of algal symbiont. Such algal-less portions may grow up to five (six) years. However beginning from 4—5(6) years the changes become irreversible.

УДК 582.34 : 581.9 (571.56)

© К. К. Кривошапкин

К БРИОФЛОРЕ ОЛЕКМИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ЯКУТИЯ, ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

K. K. KRIVOSHAPKIN. ON THE MOSS FLORA OF OLEKMINSK NATURE RESERVE (SOUTH-WESTERN YAKUTIA, EASTERN SIBERIA)

Впервые приведены данные по бриофлоре Олекминского заповедника. Исследования проводились в долине р. Олекма (58°2′—59°2′ с. ш., 121°7′—121°8′ в. д.). Выявлено 124 вида (127 таксонов) листостебельных мхов, из них 5 видов — редкие, а 6 отмечены впервые для территории Якутии. Приведен аннотированный список видов.

Материалами для данной статьи послужили результаты обработки коллекции мхов, собранной автором в 1995 г. в Олекминском заповеднике, о бриофлоре которого в литературе не было никаких сведений. Олекминский заповедник, основанный в 1984 г., является первым заповедником в Якутии. Он расположен в юго-западной части республики на правом берегу р. Олекма и занимает площадь 8421.06 км². Рельеф на большей части территории среднегорный, слаборасчлененный. Северо-западная часть заповедника относится к южной части Лено-Алданского плато, сложенного осадочными породами; центральная и южная части представляют восточную оконечность Алданского нагорья. На востоке территория заповедника охватывает отроги Амгинского хребта. Средние высоты — 800—900 м над ур. м., максимальная — 1206 м над ур. м. По территории заповедника протекают 85 рек и ручьев. Самая крупная из них — р. Олекма берет свое начало в юго-западной части Олекминского становика.

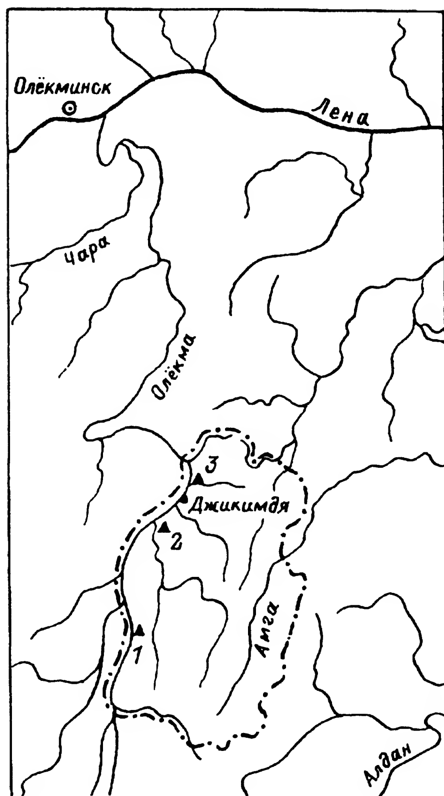
Климат на территории заповедника континентальный, что выражается в значительном колебании температур воздуха и почвы в течение всего года. Абсолютная годовая амплитуда температур равна 98 °С. За год выпадает в среднем 400—500 мм осадков. В климатическом отношении это один из наиболее обеспеченных влагой и теплом районов Якутии, что объясняется его южным положением и сравнительно близким соседством Японского и Охотского морей.

По почвенно-географическому районированию территория заповедника относится к Центральноякутской провинции палевых мерзлотно-таежных почв и занимает область многолетней мерзлоты 100—200-метровой толщины, поверхностные слои которой летом оттаивают всего до 2.5—4 м (Петрова, 1971).

Согласно геоботаническому районированию, заповедник относится к подзоне среднетаежных лесов таежной зоны бореальной области. Северная часть заповедника относится к Верхнеленскому округу Центральноякутской среднетаежной подпровинции, а южная часть — Учуро-Олекминскому округу Южноякутской среднетаежной подпровинции (Андреев и др., 1987).

В заповеднике довольно широко распространены лиственничные, лиственнично-сосновые и сосновые леса с участием темнохвойных пород (Скрябин, Караваев, 1991).

Бриофлористические исследования в заповеднике проводились в долине р. Олекма от о-ва Ытылах до северной границы заповедника (см. рисунок). Здесь в основном встречаются средневлажные бруснично-разнотравные и влажные кустарничково-зеленомошные лиственничники, которые покрывают макросклоны северной экспозиции и преобладают на водоразделах. Сосновые леса покрывают более теплые южные крутые и пологие склоны коренных берегов. Леса из ели *Picea obovata* Ledeb. распространены на островах, аллювиальных террасах и по склонам коренных берегов. Встречаются зеленомошно-ольховниковые и влажные травяные ельники (ленточные ельники). Также на островах распространены ивняки из *Salix viminalis* L. Вместе с ивами растут *Spiraea salicifolia* L., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. Заболоченные участки встречаются по берегам рек и озер.





Район исследований.

1—3 — места сборов мхов в Олекминском заповеднике: *1* — среднее течение р. Олекма, о-в Ытылах; *2* — правобережье о. Олекма, устье р. Крестях; *3* — долина р. Олекма, устье р. Малая Джикимдя (окрестности научного стационара Джикимдя).

Болота в основном верховые и являются следствием оттаивания многолетней мерзлоты или обусловлены плохой дренированностью территории. Основными эдификаторами растительных сообществ на болотах выступают такие виды сфагновых мхов, как *Sphagnum magellanicum*, *S. rubellum*, *S. girgensohnii*, *S. angustifolium*. В составе растительности болотных сообществ обычны *Betula exilis* Sukacz., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Vaccinium uliginosum* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.

Сборы мхов были сосредоточены в основном в 3 точках: *1* — среднее течение р. Олекма, остров Ытылах; *2* — правобережье р. Олекма, устье р. Крестях; *3* — долина р. Олекма, устье речки Малая Джикимдя (окрестности научного стационара Джикимдя) (см. рисунок).

В результате обработки собранных материалов было выявлено 124 вида и 5 разновидностей, относящихся к 29 семействам и 66 родам. 6 видов являются новыми для территории Якутии (отмечены двумя звездочками) и 5 видов, согласно литературным данным, на настоящий момент считаются редкими (Степанова, 1986; Степанова и др., 1995) (отмечены одной звездочкой). Образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), дублеты переданы в гербарии Якутского института биологии ЯФ РАН, на кафедру ботаники Якутского государственного университета и в Олекминский заповедник.

В приводимом далее списке названия таксонов, семейства и рода расположены в соответствии с системой, принятой в списке листостебельных мхов территории бывшего СССР (Игнатов, Афонина, 1992), виды внутри родов — в алфавитном порядке. Для каждого вида приведены места сборов (*1—3*; см. рисунок), эколого-ценотическая характеристика. Для редких и новых видов указана дата сбора. Представленный список не является исчерпывающим, поскольку сборами была охвачена только незначительная часть территории заповедника. Дальнейшие исследования должны в значительной мере дополнить сведения о бриофлоре этого региона.

Sphagnaceae

Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens. — *1*, *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках; на ерниково-сфагновых болотах.

S. aongstroemii C. Hartm. — *1*. В сфагново-багульниковом лиственничнике, в депрессии.

S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens. — *1*, *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках; на ерниково-сфагновых болотах.

S. capillifolium (Ehrh.) Hedw. — *1*, *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках; в моховой группировке по берегу озера; на низких валиках и в мочажинах ерниково-сфагновых болот; на наледной поляне в разнотравно-моховой группировке.

S. compactum DC. in Lam. et DC. — *3*. На ерниково-сфагновых болотах.

S. contortum Schultz — *3*. На ерниково-сфагновых болотах; в сфагново-багульниковых лиственничниках.

***S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. — *1*. В сфагново-багульниковом лиственничнике, в мочажине с водой, 14 VIII 1995.

S. fallax (Klinggr.) Klinggr. — *1*. В сфагново-багульниковом лиственничнике.

S. girgensohnii Russ. — *1*, *2*. На пологом склоне западной экспозиции, на микропонижении с водой; в сфагново-багульниковых лиственничниках.

S. lenense H. Lindb. ex Pohle — *1*. В сфагново-багульниковом лиственничнике.

S. magellanicum Brid. — *1*, *2*, *3*. В сырых лиственничниках; на ерниково-сфагновых болотах.

S. obtusum Warnst. — *1*, *3*. На ерниково-сфагновых болотах; в моховых группировках по берегу озера.

S. orientale L. Savicz — *1*, *3*. На ерниково-сфагновых болотах; в моховых группировках по берегу озера.

S. rubellum Wils. — *1*, *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках; на ерниково-сфагновых болотах; в моховых группировках по берегу озера.

S. russowii Warnst. — *1*, *2*. На каменистом склоне, в депрессии; в сырых лиственничниках.

S. squarrosum Crome — *3*. В сфагново-багульниковом лиственничнике, в мочажинах.

S. teres (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. — *3*. На сфагновых болотах; в моховых группировках по берегу озера.

S. warnstorfii Russ. — *1*, *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках; на наледной поляне, в осоково-моховой группировке.

Polytrichaceae

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — *1*. Вируснично-разнотравном лиственничнике, на сырой почве, среди мелких камней.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — *1*, *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне коренного берега; в брусничных лиственничниках.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. — 2. В редкостойных лиственничниках на каменистых крутых склонах, на щебнистых участках.

Polytrichum commune Hedw. — *1*, *3*. В бруснично-разнотравно-багульниковых лиственничниках; на сфагновых болотах.

P. hyperboreum R. Br. — *2*. На сухом каменистом склоне, на мелкоземе среди камней.

P. jensenii Hag. — *1*. В сфагново-багульниковых лиственничниках.

P. juniperinum Hedw. — *1*, *2*, *3*. В редкостойных лиственничниках; на сухом каменистом склоне, среди камней; в бруснично-разнотравном лиственничнике, на мелкоземе; по берегу р. Олекма, на редко затопляемых участках.

P. piliferum Hedw. — *1*, *2*, *3*. На каменистых склонах, среди камней; в лиственничниках, на мелкоземе; на прибрежном галечнике р. Олекма.

P. strictum Brid. — *1*, *2*, *3*. В различных типах лиственничников; на сфагновых болотах.

Funariaceae

Funaria hygrometrica Hedw. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке.

Encalyptaceae

Encalypta rhaptocarpa Schwaegr. — *3*. По берегу р. Олекма, на галечнике.

Pottiaceae

Didymodon asperifolius (Mitt.) Crum et al. — *3*. На наледной поляне, в моховых группировках.

Tortella fragilis (Hook. et Wils. in Drumm.) Limpr. — *3*. По берегу р. Олекма, на камнях, покрытых почвой.

**Trichostomum arcticum* Kaal. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке у ключа, 24 VIII 1995.

Grimmiaceae

Grimmia affinis Hoppe et Hornsch. ex Hornsch. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне коренного берега, на камнях.

G. ovalis (Hedw.) Lindb. — *3*. По берегу р. Олекма, на скалах.

***G. pilifera* P. Beauv. — *2*. На каменистых склонах с разреженной растительностью, на камнях, 16 VIII 1995.

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. — *3*. По берегу р. Чокурдах, на песке.

Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — *2*, *3*. По берегу р. Олекма, на скалах.

S. rivulare (Brid.) Podp. var *latifolium* (Zett.) Crum et Anderson — *3*. По берегу р. Олекма, на затопляемых камнях.

**Scouleria aquatica* Hook. in Drumm. — *1*, *3*. По берегу р. Олекма, на часто затопляемых и погруженных в воду камнях, 14 VIII 1995, 23 VIII 1995.

Orthotrichaceae

Orthotrichum anomalum Hedw. — *3*. По берегу р. Олекма, на скалах.

O. obtusifolium Brid. — *3*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне, на коре лиственницы.

Ditrichaceae

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — *1*, *2*, *3*. На скалах, на мелкоземе; в бруснично-багульниковых лиственничниках; на обнаженных глинистых почвах.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et Schimp. — *2*, *3*. На крутых сухих склонах, на мелкоземе; по берегу р. Олекма, на известняках.

D. inclinatum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке у выходов ключей.

Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe. — *3*. На прибрежной песчаной почве, среди камней.

Dicranaceae

*******Dicranella grevilleana* (Brid.) Schimp. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке на мелкоземе, 24 VIII 1995.

Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm. — *3*. По берегу р. Олекма, на камнях, покрытых почвой; в сфагновых лиственничниках.

D. angustum Lindb. — *1*, *3*. В сырых брусничных лиственничниках, на почве; на ерниково-сфагновых болотах, среди сфагновых мхов.

D. bergeri Bland. in Starke — *1*, *2*, *3*. На крутом склоне коренного берега, на мелкоземе среди камней; в различных типах лиственничников; на сфагновых болотах.

D. bonjeanii De Not. — *3*. На ерниково-сфагновом болоте.

D. congestum Brid. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне, в депрессии.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. — *1*, *3*. В бруснично-лишайниково-разнотравных лиственничниках.

D. fragilifolium Lindb. — *3*. В бруснично-багульниковом лиственничнике, на валежнике.

D. majus Sm. — *2*. В редкостойном лиственничнике на склоне коренного берега, на мелкоземе.

D. polysetum Sw. — *1*, *3*. На различных типах лиственничников, на почве и валежнике; на ерниково-сфагновых болотах.

D. scoparium Hedw. — *2*. В редкостойном лиственничнике на крутом склоне, на почве.

Oncophorus wahlenbergii Brid. — *3*. В бруснично-багульниковых лиственничниках.

Bryaceae

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn et al. — *3*. На наледной поляне, в разнотравно-моховой группировке; по берегу р. Олекма, в моховых группировках на мелкоземе.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — *1*. В бруснично-разнотравных лиственничниках, в моховых группировках на почве.

P. nutans (Hedw.) Lindb. — *3*. В бруснично-багульниковых лиственничниках; в моховой группировке на прибрежном галечнике.

P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews in Grout. — *3*. В моховой группировке по берегу ручья.

Mniaceae

Cinclidium stygium Sw. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке на почве.

Cyrtomnium hymenophylloides (Hueb.) Nyh. ex T. Kop. — *3*. На каменистом склоне, на мелкоземе среди камней.

Mnium blyttii Bruch. et Schimp. — *3*. На скалах по берегу р. Олекма, в расщелинах.

M. thomsonii Schimp. — *3*. В моховой группировке на галечнике.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop. — *3*. По берегу р. Чокурдах, в моховой группировке.

Aulacomniaceae

Aulacomnium acuminatum (Lindb. et H. Arnell) Kindb. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне, на мелкоземе среди камней.

A. palustre (Hedw.) Schwaegr. var. *palustre* — *2*, *3*. В редкостойных лиственничниках коренного берега; в сырых лиственничниках; в различных типах болот.

A. palustre var. *imbricatum* (Hedw.) Schwaegr. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом крутом склоне, на мелкоземе.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — *1*, *2*, *3*. В редкостойных лиственничниках на каменистых склонах; в брусничных лиственничниках; на сфагновых болотах.

Meesiaceae

****Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке, 24 VIII 1995.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — *3*. На наледной поляне, среди сфагновых мхов.

Bartramiaceae

Bartramia pomiformis Hedw. — *3*. Вдоль ручья, на камнях, покрытых почвой.

**Catascopium nigritum* (Hedw.) Brid. — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке по берегу ручья, 24 VIII 1995.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. — *3*. В моховых группировках по берегам ручьев.

Timmiaceae

Timmia megapolitana Hedw. var. *bavarica* (Hessl.) Brid. — *3*. По берегу р. Олекма, на камнях, покрытых почвой.

T. norvegica Zett. var. *excurrens* Bryhn. — *2*, *3*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне, на мелкоземе; на галечнике вдоль ручья.

Fontinaliaceae

Fontinalis antipyretica Hedw. — *1*. На прибрежном галечнике.

F. hypnoides Hartm. — *1*, *3*. На затопляемых камнях; на прибрежном галечнике.

Climaciaceae

Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. — *3*. В бруснично-багульниковых лиственничниках, на влажной почве.

Hedwigiaceae

Hedwigia ciliata (Hedw.) Beauv. — *2*. На сухих скалах и камнях.

Anomodontaceae

***Anomodon minor* (Hedw.) Fuernr. subsp. *integerrimus* (Mitt.) Iwats. — *2*. На каменистом крутом склоне коренного берега с единичными лиственницами, на камнях, 17 VIII 1995.

Theliaceae

Myurella sibirica (C. Muell.) Reim. — *3*. По берегу ручья, в моховой группировке.

M. tenerrima (Brid.) Lindb. — *3*. На склоне коренного берега, на камнях, покрытых почвой.

Thuidiaceae

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch. — *2, 3*. На сухих скалах, на камнях, покрытых почвой; в различных типах лиственничников, на почве и валежнике.

Helodiaceae

**Palustriella decipiens* (De Not.) Ochyra — *3*. На наледной поляне, в осоково-моховой группировке, в незначительной примеси среди других мхов, 24 VIII 1995.

Cratoneuraceae

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce — *2, 3*. В сырых моховых дерновинках на каменистых россыпях; на прибрежных галечниках.

Amblystegiaceae

Callialaria curvicaule (Jur.) Ochyra — *3*. На пологом склоне коренного берега, в сырой моховой группировке.

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. — *3*. В различных типах лиственничников; на сфагновых болотах; на прибрежных галечниках.

Campylium polygamum (B. S. G.) C. Jens. — *3*. По берегу р. Олекма, на камнях, покрытых почвой; на наледной поляне, у выходов ключей среди других мхов.

C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange — *3*. В моховой группировке на камнях, покрытых почвой.

C. stellatum (Hedw.) C. Jens. var. *stellatum* — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке у выходов ключей.

C. stellatum var. *protensum* (Brid.) Bryhn ex Grout. — *3*. По берегу р. Олекма, в разнотравно-моховой группировке, на мелкоземе среди камней.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — *3*. В бруснично-багульниковом лиственничнике.

D. sendtneri (Schimp. ex C. Muell.) Warnst. — *3*. На ерниково-сфагновых болотах; по берегу р. Олекма, на галечнике.

Hamatocaulus vernicosus (Mitt.) Hedenaes. — *3*. На ерниково-сфагновых болотах; по берегу озера в разнотравно-моховой группировке.

Hygrohypnum duriusculum (De Not.) Jamieson. — *3*. Р. Чокурдах, на погруженных в воду камнях.

H. luridum (Hedw.) Jenn. — *3*. По берегу р. Олекма, на камнях, покрытых почвой.

H. ochraceum (Turn. ex Wils.) Loeske — *3*. По берегу р. Олекма, на часто затопляемых камнях.

Limprichtia cossoni (Schimp.) Anderson et al. — *3*. В сфагново-багульниковом лиственничнике; на наледной поляне, в лужицах.

L. revolvens (Sw.) Loeske — *3*. На наледной поляне, в лужицах.

**Pseudocalliergon turgescens* (T. Jens.) Loeske — *3*. На наледной поляне, в моховой группировке вдоль ручья, 24 VIII 1995.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — *2, 3*. В редкостойных лиственничниках на каменистых крутых склонах; в брусничных лиственничниках; на прибрежном галечнике.

Sarmenthypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop. — *3*. По берегу р. Олекма, в моховых группировках.

Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr. — *3*. На наледной поляне, в лужицах.

Brachytheciaceae

Brachythecium erythrorrhizon Schimp. in B. S. G. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом коренном берегу, на валежнике.

B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde. — *3*. В моховой группировке по берегу озера.

B. salebrosum (Web. et Mohr.) Schimp. in B. S. G. — *2*, *3*. На каменистом склоне коренного берега с отдельными лиственницами, на валежнике; на прибрежном галечнике.

*******B. velutinum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — *1*. На прибрежных, покрытых почвой камнях по берегу р. Олекма, в примеси к другим мхам, 19 VIII 1995.

Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. — *2*, *3*. В различных типах лиственничников, на валежнике; на прибрежных камнях, покрытых почвой.

Myuroclada maximoviczii (Borszcz. in Maxim.) Steere et Schof. — *2*. На каменистом крутом склоне коренного берега, в трещине скалы.

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — *1*, *2*. В различных типах лиственничников; на наледной поляне, среди сфагновых мхов.

Entodontaceae

Entodon concinnus (De Not.) Par. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом склоне коренного берега.

Hypnaceae

Hypnum cupressiforme Hedw. — *2*, *3*. По берегу р. Олекма, на скалах; на камнях, покрытых почвой.

H. lindbergii Mitt. — *3*. По берегу озера, в разнотравно-моховой группировке; на прибрежных часто затопляемых участках, на мелкоземе.

H. pallescens (Hedw.) P. Beauv. — *1*. В брусничных лиственничниках, на валежнике.

H. vaucheri Lesq. — *3*. По берегу р. Чокурдах, на камнях, покрытых почвой.

Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum. — *1*. В брусничных лиственничниках, на валежнике.

P. subtilis (Hedw.) Crum. — *3*. По берегу р. Чокурдах, на галечнике.

Platygyrium repens (Brid.) Schimp. in B. S. G. — *2*. В редкостойном лиственничнике на каменистом крутом склоне, на стволе лиственницы.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — *2*, *3*. В различных типах лиственничников; на каменистых склонах, среди камней.

Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout. — *1*, *3*. В бруснично-разнотравных лиственничниках, на валежнике и на коре деревьев.

Hylocomiaceae

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G. var. *splendens* — *1*, *3*. В различных типах лиственничников.

H. splendens var. *obtusifolium* (Geh.) Par. — *3*. В бруснично-багульниковом лиственничнике.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — *1*, *2*, *3*. В различных лиственничниках; на болотах различных типов.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. — *3*. В сфагново-багульниковых лиственничниках.

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — *2, 3.* В редкостойных лиственничниках на каменистых склонах; по берегу р. Олекма, на сухих скалах; в сухих лиственничниках.

При обработке материалов и подготовке данной статьи большую помощь оказали О. М. Афонина, Е. О. Кузьмина, А. Д. Потемкин, которым выражаю искреннюю благодарность за ценные замечания и поправки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Перфильева В. И., Щербаков И. П. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск, 1987. 155 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1. С. 4—84.

Петрова Е. И. Почвы Южной Якутии. Якутск, 1971. 168 с.

Скрябин С. З., Караваев М. Н. Зеленый покров Якутии. Якутск, 1991. 172 с.

Степанова Н. А. Конспект флоры мхов тундр Якутии. Якутск, 1986. 118 с.

Степанова Н. А., Иванова Е. И., Волотовский К. А. Материалы к изучению бриофлоры хребта Токинский Становик (Южная Якутия, Восточная Сибирь) // Arctoa. М., 1995. Т. 4. С. 35—44.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1996

SUMMARY

Data of the moss flora of Olekminsk Nature Reserve are reported for the first time. Investigations were carried out in the western part of the reserve, in the Olekma River Valley (58°2′—59°2′ N, 121°7′—121°8′ E). 124 species and 3 varieties of mosses were found on this territory, 6 species were new and 5 species rare for the Yakutian moss flora. Annotated list of species is presented.

УДК 581.82 : 581.446.2 : 582.394

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© М. А. Романова

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТКАНЕЙ КОРНЕВИЩА *GYMNOCARPIUM DRYOPTERIS* (*ATHYRIACEAE*)

M. A. ROMANOVA. DIFFERENTIATION OF THE TISSUES IN THE *GYMNOCARPIUM DRYOPTERIS (ATHYRIACEAE)* RHIZOME

Изучено формирование проводящей системы корневища *Gymnocarpium dryopteris.* Конус нарастания корневища голокучника имеет зональное строение; в нем выделяются зоны поверхностных и подповерхностных инициалей и чашевидная зона. Для взрослого корневища *G. dryopteris* характерна диктиостела, состоящая из 3 меристел, разделенных 3 листовыми лакунами. Такое строение свойственно участку молодого корневища уже над зоной отхождения листового следа ближайшего к апексу листа. Число меристел и лакун постоянно на всем протяжении корневища и определяется филлотаксисом 1/3. Лакуна каждого листа имеет протяженность в три междоузлия. Изменение проводящей системы *G. dryopteris* в зоне ветвления рассматривается как подтверждение точки зрения о дихотомическом характере ветвления. Морфологическая дорсивентральность корневища *G. dryopteris* сочетается с радиальной симметрией диктиостелы.

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению стелы папоротников как филогенетического и диагностического признака, до сих пор были

выявлены лишь отдельные закономерности ее формирования. Так, C. Wardlaw (1944) на примере *Dryopteris aristata* показал, что формирование листовых лакун связано с заложением и ростом листового примордия на верхушке побега. При удалении зачатков листьев листовые лакуны не образовывались, а проводящая система была представлена кольцом проводящих тканей, окружающих сердцевину. M. Yilun и T. Steeves (1992), изучая *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., экспериментально подтвердили способность апикальной меристемы развивать систему первичных проводящих тканей и сердцевину в отсутствие листьев. Кроме листовых лакун A. Tansley (1907), а затем Wardlaw (1965), Y. Ogura (1972) и А. Л. Тахтаджян (1978) описали у некоторых папоротников особый тип лакун, так называемые перфорации, которые не связаны с листовым следом.

Авторы (Wardlaw, 1944, 1952, 1965; Yilun, Steeves, 1992), изучавшие формирование стелы папоротников, выбирали в качестве объектов короткокорневищные папоротники, у которых междоузлия не разрастаются. Их типичная диктиостела образуется системой вытянутых в вертикальном направлении и перекрывающих друг друга в междоузлиях листовых лакун (Эсау, 1969).

В данной работе была поставлена цель изучить строение стелы длиннокорневищного папоротника *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman в процессе ее формирования. В задачи работы входило изучить развитие тканей корневища при их дифференциации из апикальной меристемы; определить влияние заложения листьев, роста междоузлий, ветвления и образования придаточных корней на строение стелы; выявить, чем определяется число лакун и меристел в корневище данного папоротника и насколько оно постоянно по всей длине корневища.

Морфология *G. dryopteris* была подробно описана Н. И. Шориной (1991), и в данной работе мы основывались на результатах ее исследований, а также на собственных наблюдениях.

Gymnocarpium dryopteris — широко распространенный голарктический вид, обитающий в хвойных и широколиственных лесах, произрастает обычно группами, в ельнике нередко становится фоновым растением травянистого яруса (Бобров, 1974). Взрослые спорофиты *G. dryopteris* — типичные длиннокорневищные папоротники с плагиотропным ростом. Корневища достигают 6—8 м дл., 2—3 мм в диам., глубина их залегания — 2—3(5) см. Растущие вайи и улитки располагаются спирально на расстоянии 1.5—2 (реже 5—6) см друг от друга. Каждая особь голокучника занимает площадь 2—4 м^2 и представляет собой систему сильно разветвленных корневищ, насчитывающих до 6—8 порядков ветвления. У одной особи *G. dryopteris* может быть 20—45 живых апексов.

Ветвление корневищ голокучника происходит обычно 1 раз в 1—4 года, вильчато, с углом между дочерними корневищами 30—60° (редко 120—180°), при этом образуются 2 более или менее одинаковых дочерних корневища. Участки корневища между местами ветвления бывают от 1.5 до 22 см дл., но обычно достигают 7—8 см. По описаниям K. Goebel (1928) и J. Velenovsky (1905) (цит. по: Шорина, 1991), ветвлению корневищ *G. dryopteris* предшествует образование так называемого «углового листа». По наблюдениям Шориной (1991), образование углового листа при ветвлении голокучника скорее исключение, чем правило.

Материал и методика

Участки корневищ *Gymnocarpium dryopteris,* имеющие не менее 2 порядков ветвления и не менее 5 междоузлий, собирали в разные сроки вегетационного периода (с мая по сентябрь).

Для изучения дифференциации тканей в верхушке побега выполняли серии микротомных срезов 15 мкм толщ. Заключение материала в парафин и окраску гематаксилином по Делафильду и азур-эозином производили по общепринятым ботаническим методикам (Прозина, 1960; Фурст, 1979). Для окраски на одревеснение использовали суточный сафранин (Прозина, 1960). Помимо продольных и попереч-

ных срезов использовали также методику анализа тотальных мацерированных препаратов.

При изучении анатомического строения взрослого корневища *G. dryopteris* была разработана оригинальная методика «пространственного изучения корневища». Рисунки, соответствующие сериям срезов, через несколько междоузлий последовательно совмещались относительно условной оси. Таким образом был объемно восстановлен ход проводящих тканей в корневище на протяжении 5 междоузлий. Этот же метод использовали в троекратной повторности для выяснения филлотаксиса *G. dryopteris*.

Результаты и их обсуждение

На растущем участке корневища имеются 3 листа разного возраста (рис. 1, *а*, *б*; 2). Вблизи апекса находится зачаток самого молодого листа данного корневища, имеющий вид листового примордия размером около 140 мкм. На расстоянии 0.5—1.2 см от апекса находится молодой улиткообразно закрученный лист. В начале вегетационного сезона (май—июнь) так называемая «улитка» имеет размер 1—3 мм, а к его концу (сентябрь) достигает 10—15 см. На каждом из растущих участков корневищ обычно имеется по одной вегетирующей вайе. Расстояние от вегетирующей вайи до верхушки корневища составляет 2—3 см в начале вегетационного периода и 4—6 в его конце. Продолжительность жизни каждой из вай — 1 вегетационный сезон. Осенью вайи отмирают и остаются филлоподии размером 0.7—2 см, соответствующие нижней части рахиса вайи (рис. 1, *а*).

Развитие каждой вайи *G. dryopteris* обычно продолжается 3 вегетационных сезона. В течение первого лета вайя имеет вид морфологически неразличимого листового примордия, на второе лето — улитки, а в начале третьего вегетационного сезона выносится на поверхность. Однако, по наблюдениям Шориной (1991), более половины улиток остается абортивными, образуя «пеньки», которые чередуются с филлоподиями (рис. 1, *а*). Обычно в каждом узле имеется по одному придаточному корню. Придаточные корни ориентированы под углом около 80° к верхушке корневища (рис. 1, *а*, 2).

Апикальная меристема *G. dryopteris* расположена между двумя не равными по размеру валиками, больший из которых находится на вентральной стороне корневища. Апекс корневища защищен также многочисленными чешуйками (рис. 1, *а*, *б*; см. таблицу-вклейку).

В апикальной меристеме голокучника имеется несколько зон, различающихся по размеру, форме и направлению делений составляющих их клеток (рис. 3; см. таблицу-вклейку). Поверхностный слой апикальной меристемы состоит из 7—9 относительно крупных узких и вытянутых клеток призматической формы. Приблизительно в центре этой группы клеток выделяется одна более крупная, чем остальные, центральная клетка, имеющая на поперечном срезе форму равностороннего треугольника с длиной стороны около 45 мкм, а на продольном срезе — форму равнобедренного треугольника с длиной боковой стороны около 65 мкм. Параллельно каждой из сторон центральной клетки располагаются 2—3 призматические клетки, образовавшиеся в результате ее антиклинальных делений. Совокупность этих клеток составляет зону поверхностных инициалей (согласно классификации R. White, B. McAlpine, 1974). Эти клетки делятся антиклинально и периклинально. В результате периклинальных делений инициальной клетки и ее непосредственных производных образуется 4—6 относительно крупных изодиаметрических клеток, определяемых как зона подповерхностных инициалей (по: White, McAlpine, 1974). По периферии зон поверхностных и подповерхностных инициалей находится зона мелких изодиаметрических активно делящихся во всех направлениях клеток. Благодаря своей форме эта зона получила название чашевидной (или cup-zone) (по: Stevenson, 1976).

Клетки поверхностного слоя по периферии чашевидной зоны имеют изодиаметрическую форму, делятся как антиклинально, так и периклинально и дают начало клеткам, образующим валики (рис. 3; см. таблицу-вклейку). Вентральный валик

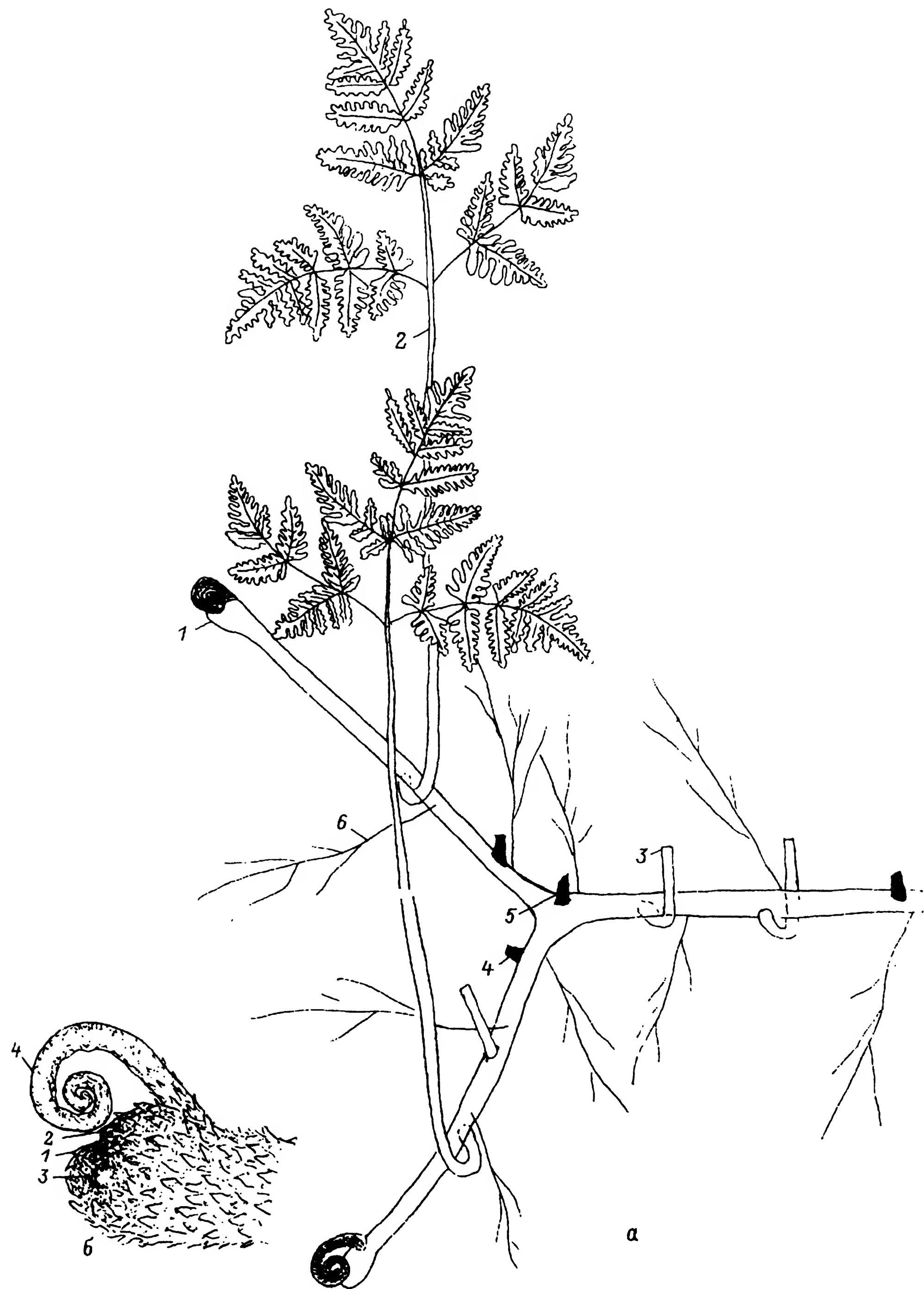


Рис. 1. *Gymnocarpium dryopteris.*

а — морфологическое строение корневища: *1* — верхушка корневища, *2* — вегетирующая вайя, *3* — филлоподий, *4* — пенек, *5* — угловой лист (абортированный на стадии улитки), *6* — придаточный корень; *б* — верхушка корневища: *1* — вентральный валик, *2* — дорсальный валик, *3* — листовой примордий, *4* — улиткообразный зачаток листа.

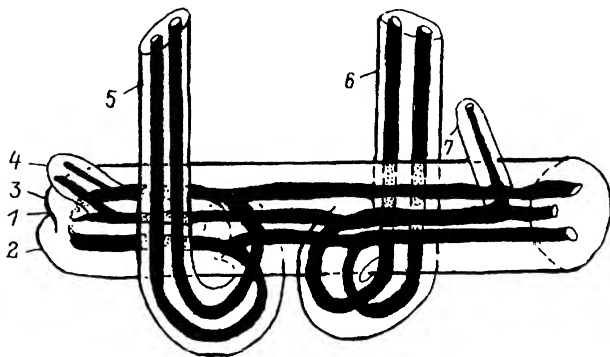


Рис. 2. Объемная реконструкция корневища *Gymnocarpium dryopteris.*

1 — апекс корневища, *2* — вентральный валик, *3* — дорсальный валик, *4* — листовой примордий, *5* — улиткообразный зачаток листа, *6* — вегетирующая вайя, *7* — придаточный корень.

возвышается над апикальной меристемой на 260 мкм, а дорсальный — на 220. Валики состоят из однородных паренхимных клеток, более меристематичных в дистальной части валиков, и густо покрыты чешуйками. Образование чешуек происходит на поверхности чашевидной зоны.

Ниже чашевидной зоны можно проследить расходящиеся лучами ряды дифференцирующихся клеток (см. таблицу-вклейку). Зону, объединяющую клетки, находящиеся в начале этих рядов, иногда выделяют в «зону материнских клеток» (Stevenson, 1976). Граница между чашевидной зоной и зоной материнских клеток выражена нечетко. Зона материнских клеток представлена более крупными прямоугольными клетками (рис. 3; см. таблицу-вклейку). Прокамбий дифференцируется на расстоянии около 160 мкм от поверхностных инициалей, в зоне материнских клеток в виде отдельных тяжей толщиной в 3—4 клетки. Ниже, на расстоянии 200 мкм от поверхностных инициалей обособляются 3—4 клетки сердцевины, которые почти сразу теряют способность к делению и начинают рост растяжением, увеличиваясь в размерах в 5—6 раз. Будущие трахеиды протоксилемы и метаксилемы обособляются примерно на одном уровне — на расстоянии около 250 мкм от апекса. Инициальные

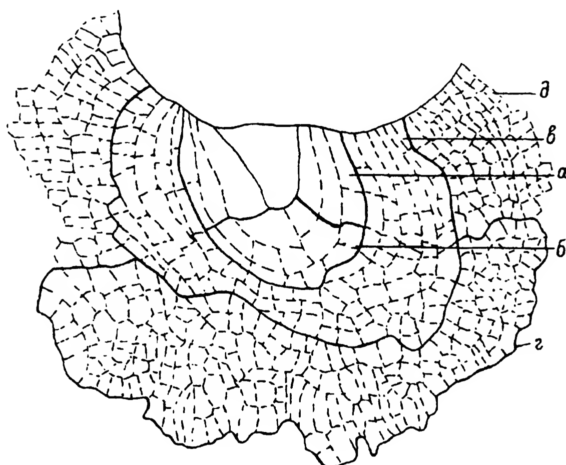


Рис. 3. Зональность апикальной меристемы *Gymnocarpium dryopteris.*

а — зона поверхностных инициалей, *б* — зона подповерхностных инициалей, *в* — чашевидная зона, *г* — зона материнских клеток, *д* — «меристема валиков».

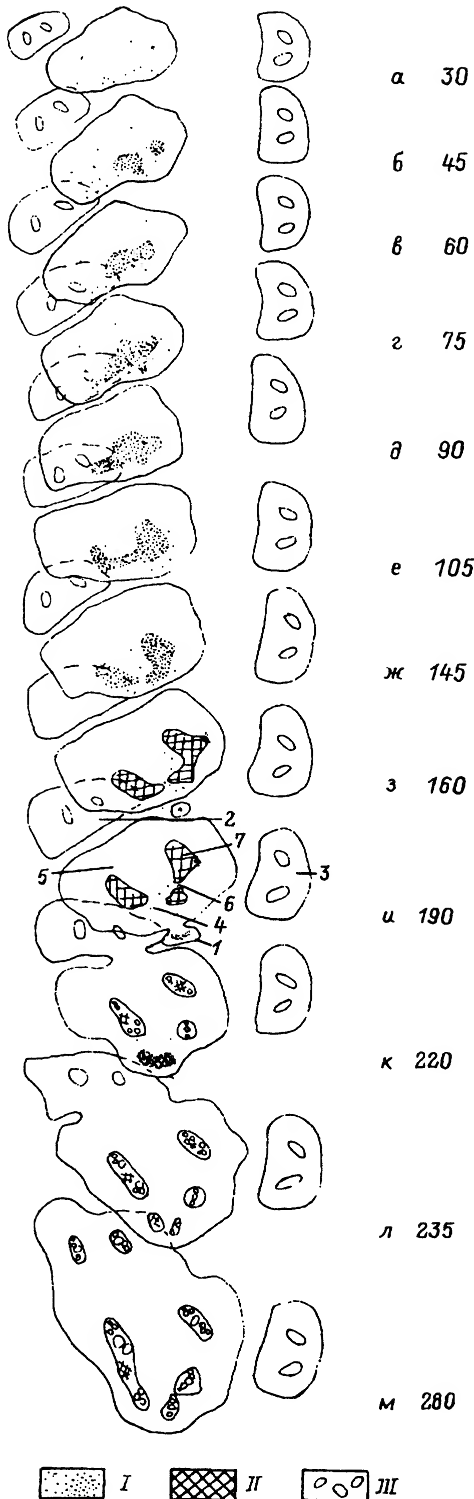


Рис. 4. Схемы поперечных срезов через верхушку корневища *Gymnocarpium dryopteris*.

а—м — срезы; цифры соответствуют расстоянию от поверхности апекса, мкм. *1* — рахис листового примордия первого листа, *2* — рахис улиткообразного зачатка второго листа, *3* — рахис вегетирующего листа, *4* — лакуна листового примордия, *5* — лакуна улиткообразного зачатка листа, *6* — лакуна вегетирующего листа, *7* — образование придаточного корня. *I* — разная густота точек соответствует различной степени меристематичности; *II* — клетки прокамбия; *III* — проводящие ткани, находящиеся в процессе дифференциации.

клетки ряда протоксилемы отличаются от инициальных клеток метаксилемы более мелкими размерами и изначально имеют вытянутую форму. Зрелые трахеиды протоксилемы с лестничными порами можно идентифицировать через 320 мкм от инициальных клеток ряда. Клетки, стоящие в начале ряда метаксилемы, выделяются своими крупными размерами (около 45 мкм) и почти квадратной формой. Дальнейшая дифференциация клеток ряда метаксилемы связана со значительным (в 8—10 раз) увеличением клеток в длину, сопровождающимся лишь незначительным увеличением в поперечном сечении. Зрелые трахеиды метаксилемы с лестничными утолщениями на продольных стенках можно идентифицировать на расстоянии около 400 мкм от начальных клеток ряда. Каждая из меристел в корневище голокучника ограничена эндодермой, клетки которой можно идентифицировать на расстоянии около 800 мкм от поверхностных инициалей, т. е. после обособления отдельных меристел.

Тетраэдрическая инициальная клетка располагается асимметрично относительно оси корневища (рис. 4, *а*). На рис. 4, *б—д* показана конфигурация верхушечной меристемы на поперечных срезах. Образование первой лакуны происходит на расстоянии 100—115 мкм от дистального края апекса, т. е. непосредственно в зоне материнских клеток (рис. 4, *е*). Образование следующей паренхимной лакуны начинается на расстоянии около 160 мкм от инициальной клетки корневища (рис. 4, *ж*, *з*). На том же уровне начинается образование придаточного корня. Образование придаточных корней папоротников вблизи апекса описано D. Stevenson (1976).

На расстоянии около 200 мкм от дистальной границы апекса, выше узла самого молодого листа данного участка корневища *G. dryopteris* различимы 3 обособленные меристелы, разделенные 3 паренхимными лакунами, и сердцевина в центре (рис. 4, *и*). Одна лакуна, самая широкая из 3, находится напротив улитки. Другая лакуна соответствует зачатку самой молодой вайи этого корневища — листовому примордию и является промежуточной по ширине. Третья лакуна, которая выглядит самой узкой в данном участке корневища, находится над вегетирующей вайей. Таким образом, все 3 лакуны в корневище *G. dryopteris* являются по своему происхождению листовыми.

На этом уровне сами меристелы состоят только из прокамбиальных клеток. Дифференциация элементов прото- и метаксилемы начнется примерно на 50 мкм ниже. Первые элементы метаксилемы раньше всего начинают дифференцироваться в меристелах, находящихся на одной оси с инициальной клеткой корневища. Одревеснение трахеид метаксилемы произойдет только в узле вегетирующей вайи.

Изучение строения взрослого корневища *G. dryopteris* показало, что число лакун и меристел, равное трем, постоянно на всем протяжении корневища (рис. 2). Листовая лакуна первой вайи всегда находится на одной ортостихе с листовой лакуной четвертой вайи, лакуна второй вайи — с лакуной пятой вайи и т. д. При этом каждая следующая вайя закладывается под углом примерно 120° по отношению к предыдущей. Таким образом было выявлено, что филлотаксис *G. dryopteris* составляет 1/3. Растущий лист огибает корневище снизу и появляется над поверхностью почвы под углом 240° от места заложения (рис. 3).

Проводящая система рахиса листа *G. dryopteris* состоит из 2 проводящих пучков. В зоне узла каждый из 2 пучков листового следа отходит от одной из меристел корневища, т. е. в формировании проводящей системы каждого листа участвуют 2 из 3 меристел корневища (рис. 2). Пучки листового следа отходят приблизительно от средней части лакуны и ориентированы почти перпендикулярно корневищу. Протяженность зоны узла составляет 1—3 мм. В зоне узла в корневище *G. dryopteris* имеется 5 пучков проводящих тканей. 3 из них являются меристелами корневища, а остальные 2 — пучками листового следа. Иногда в корневище голокучника можно наблюдать 6 или 7 пучков, если 2 соседних узла оказались сближенными (рис. 4, *к—м*).

В месте отхождения придаточного корня на поперечном срезе корневища имеются 2 меристелы и 2 лакуны. Это связано с тем, что придаточный корень закладывается вблизи конуса нарастания до образования лакуны (рис. 4, *з*), т. е. закладывающийся придаточный корень обозначает ортостиху, на которой впоследствии образуется лист. Иногда при отхождении придаточного корня не происходит объединения меристел («закрытия» лакуны). Это означает, что заложение данного придаточного корня произошло уже после образования листа и его лакуны на данной ортостихе. Протяженность участка корневища, в котором имеется только 2 меристелы и 2 лакуны, составляет не больше 1—2 мм. Таким образом, нижней границей каждой лакуны служит придаточный корень, образовавшийся вблизи листа на данной ортостихе, а ее верхней границей — место образования придаточного корня, принадлежащего следующему метамеру на той же ортостихе (рис. 2). Протяженность каждой лакуны в корневище *G. dryopteris* составляет 3 междоузлия.

При ветвлении корневища изменяется типичное для междоузлия *G. dryopteris* число меристел. Непосредственно перед местом ветвления, на расстоянии 2—4 мм от него, число меристел увеличивается. Это связано с нарушением филлотаксиса, при котором следующий лист, который Goebel (1928) и Velenovsky (1905) (цит. по: Шорина, 1991) назвали угловым, закладывается не через 120°, а через 75° от предыдущего (рис. 1). При этом образуется дополнительная, четвертая листовая лакуна, и число меристел становится равным 4. Затем делится меристела, находящаяся на одной оси с тетраэдрической инициальной клеткой, и число меристел в корневище голокучника становится равным 5. При расхождении меристел материнского корневища в каждое из дочерних корневищ *G. dryopteris* отходит по одной

меристеле, образовавшейся при «дихотомическом» делении центрального тяжа прокамбия, и по одной исходной меристеле материнского корневища. Четвертая меристела, образовавшаяся за счет изменения филлотаксиса, отходит в одно из дочерних корневищ. Таким образом, в непосредственной близости от зоны ветвления (1—2 мм) в одном из дочерних корневищ оказываются 3, а в другом — 2 меристелы. Число меристел в последнем быстро, через 2 мм, восстанавливается до типичного за счет восстановления филлотаксиса.

Несмотря на то что ветвлению *G. dryopteris* предшествует образование листа, связи между отхождением пучков листового следа и «расхождением» меристел при ветвлении не наблюдается. Поведение проводящей системы в процессе ветвления свидетельствует о том, что «угловой лист» в равной степени связан с обоими дочерними побегами.

Заключение

В ходе изучения конуса нарастания *G. dryopteris* оказалось, что, хотя все его клетки и являются меристематическими, они не однородны. Прослеживается связь клеток отдельных участков апекса с их производными — различными тканями корневища. Конус нарастания голокучника имеет зональное строение. Существует немало работ, посвященных описанию зональности апикальной меристемы папоротников (Wardlaw, 1944, 1952; Bierhorst, 1971; D'Amato, 1975). R. White и B. McAlpine (1974) сделали подробный анализ различных классификаций, сводя все многообразие к нескольким принципиально отличающимся концепциям, авторы которых по-разному трактуют производные отдельных меристематических зон.

Для описания зональности конуса нарастания *G. dryopteris* наиболее подходит классификация Stevenson (1976), согласно которой в апикальной меристеме голокучника можно выделить зону поверхностных инициалей с одной крупной тетраэдрической инициальной клеткой, зону подповерхностных инициалей и чашевидную зону. Термин «меристема сердцевины», используемый некоторыми авторами (D'Amato, 1975) для обозначения зоны материнских клеток, не подходит для описания зональности конуса нарастания *G. dryopteris*, поскольку лишь 3—4 клетки этой зоны превратятся в сердцевину.

По литературным данным (Wardlaw, 1965; White, McAlpine, 1974), конус нарастания ортотропных короткокорневищных папоротников имеет выпуклую конусовидную форму. Апикальная меристема плагиотропных ползучих корневищ *Vittaria*, *Polypodium* и *Pteridium* занимает погруженное положение и защищена валиками, образующимися из производных поверхностных и подповерхностных инициалей корневища (Dasanyake, 1960; White, McAlpine, 1974). Вогнутая верхушка побега с апикальной меристемой, находящейся в углублении, характерна и для некоторых цветковых растений с розеточной жизненной формой. У них такая форма верхушки побега определяется более или менее продолжительным ростом листьев и разрастанием их оснований (Василевская и др., 1973). Апекс плагиотропного корневища *Gymnocarpium dryopteris* защищен двумя неравными по размеру валиками. Очевидно, такая форма верхушки побега адаптивна при подземном росте.

Выявлено, что проводящая система *G. dryopteris* имеет постоянное строение на всем протяжении корневища и представлена диктиостелой, состоящей из 3 меристел, разделенных 3 лакунами, которые по своему происхождению являются листовыми лакунами. Описанные для других папоротников Tansley (1907), а затем Wardlaw (1965), Ogura (1972) и Тахтаджяном (1978) перфорации, которые в своем возникновении не связаны с листьями, у голокучника отсутствуют. Число листовых лакун в корневище *G. dryopteris* определяется филлотаксисом 1/3.

Характерное для междоузлия строение формируется выше узла самого молодого листа. Вероятно, лакуны, имеющиеся в верхушке корневища, связаны в своем происхождении с нижележащими листьями. Это можно объяснить только тем, что корневище продолжает линейный рост над самым молодым листом. Соответственно

разрастаются лакуны не только самого молодого, но и 2 нижележащих листьев. Наблюдения за ритмикой сезонного роста показывают, что междоузлия всех 3 листьев растут в течение вегетационного сезона. Длительное сохранение способности к росту растяжением подтверждает и тот факт, что одревеснение метаксилемы происходит лишь в зоне узла вегетирующей вайи. Позднее одревеснение метаксилемы описано Р. А. Ворониной (1981) в корнях и побегах видов рода *Lycopodium*.

В состав метамера *Gymnocarpium dryopteris* входит придаточный корень. Заложение придаточного корня предшествует образованию листа на данной ортостихе. Придаточный корень почти всегда находится в самой нижней части лакуны. Отхождение придаточного корня у *G. dryopteris*, как и у большинства папоротников, происходит без образования лакуны. Однако Stevenson (1976) на *Dennstaedtia cicutaria* описал образование паренхимной лакуны в месте отхождения придаточного корня.

В результате ветвления у *Gymnocarpium dryopteris* образуются 2 равноценных по строению проводящих тканей корневища, идентичных материнскому. Несмотря на то что ветвлению предшествует образование листа, поведение проводящей системы в процессе ветвления свидетельствует о том, что «угловой лист» в равной степени связан с обоими дочерними побегами.

Вопрос о ветвлении папоротников вызывает разногласия. Одни исследователи (Troll, 1937; Bierhorst, 1971; Ogura, 1972; Hagemann, 1976) описывают ветвление папоротников как дихотомическое, а другие (Серебряков, 1952) — как боковое. Обзор литературы по этому вопросу приведен Г. М. Борисовской и М. А. Романовой (1997). Характер изменения проводящей системы при ветвлении корневища *G. dryopteris*, а именно то, что в процессе ветвления делится прокамбиальный тяж, находящийся непосредственно под инициальной клеткой, также является свидетельством в пользу того, что ветвление является верхушечным. Выглядит привлекательной точка зрения Wardlaw (1943), который до получения дальнейших сведений о природе ветвления папоротников предлагает считать это ветвление дихотомическим.

Морфологически корневище *G. dryopteris* выглядит как дорсивентральное с гребенчатым листорасположением. Однако его стела радиально симметрична. У некоторых папоротников с плагиотропной формой роста (например, у *Pteridium aquilinum*) дорсивентральность проявляется как в морфологическом, так и в анатомическом строении корневища. Возможно, сочетание морфологической дорсивентральности и радиальной симметрии анатомического строения побега свидетельствует о меньшей специализированности *Gymnocarpium dryopteris* к плагиотропному росту.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. Е. Папоротникообразные // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 68—99.

Борисовская Г. М., Романова М. А. Строение проводящей системы папоротников в связи с ветвлением // Вестник СПбГУ. 1997. Сер. 3. Вып. 1.

Воронина Р. А. Сравнительный анализ стелярных структур в корневых и побеговых системах видов рода *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 967—976.

Василевская В. К., Баранов М. П., Борисовская Г. М. Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 33—43.

Прозина М. И. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Тахтаджян А. Л. Общая характеристика папоротниковидных // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 149—171.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Шорина Н. И. Морфология спорофитов и популяционная экология голокучника трехраздельного [*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman] // Биологические науки. 1991. Т. 5. № 329.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. London, 1971. 528 p.
D'Amato F. Recent findings on the organisation of apical meristems with single apical cell // Giorn. bot. ital. 1975. Vol. 104. N 6. P. 321—334.
Dasanyake M. D. Aspects of morphogenesis in a dorsiventral fern *Pteridium aquilinum* // Ann. Bot. (Gr. Br.). N. S. 1960. Vol. 24. N 95. P. 317—328.
Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant Syst. Evol. 1976. Bd 124. P. 251—277.
Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophyta*. Berlin, Stutgart, 1972. 506 p.
Stevenson D. W. Shoot apex organization and origin of the rhizome-borne roots and their associated gaps in *Dennstaedtia cicutaria* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 5. P. 673—678.
Tansley A. G. Lectures on the evolution of the fillicinean vascular system // New Phytologist. 1907. Vol. 6. N 2—10. P. 25—269.
Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937. Bd 1. S. 1—955; Bd 2. S. 957—2005.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. II // Ann. Bot. 1943. Vol. 7. N 28. P. 357—377.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. III. Stelar ontogeny: the initial differentiation of vascular tissue // Ann. Bot. N. S. 1944. Vol. 8. P. 173—188.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes. XVIII. The nutritional status of apex and morphogenesis // Ann. Bot. N. S. 1952. Vol. 19. P. 207—218.
Wardlaw C. W. The morphogenetic role of apical meristems: fundamental aspects (illustrated by means of the shoot apical meristem) // Handb. Pflanzenphysiol. Berlin etc., 1965. P. 442—451.
White R. A., McAlpine B. W. Shoot organization in the *Filicales*: the promeristem // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 6. P. 562—579.
Yilun M. A., Steeves T. A. Auxin effects on vascular differentiation in Ostrich fern // Ann. Bot. 1992. Vol. 70. N 3.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 28 XII 1995

SUMMARY

The differentiation of *G. dryopteris* vascular system has been studied. Oak fern rhizome apex is of a zonal structure; zones of the terminal, subterminal initials and a cup-zone be defined in the rhizome apex meristem. It has been revealed that the mature rhizome has three meristeles separated one from an other by three leaf gaps. This structure is also characteristic of the young rhizome portion above the site of the leaf trace extension of the leaf closest to the apex. The numbers of meristeles and gaps are constant and defined by phyllotaxis 1/3. Every leaf gap is three internodes long. The structure of the vascular system in branching zone suggests the dichotomous nature of branching. Morphologically dorsiventral symmetry of the rhizome is combined with radial symmetry of the dictyostele stem.

УДК 581.14 : 581.524.3 : 582.572.2

Е. А. Чубарь

ПОПУЛЯЦИИ *LILIUM CERNUUM* (*LILIACEAE*) НА ОСТРОВАХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

E. A. TCHUBAR. THE POPULATIONS OF *LILIUM CERNUUM* (*LILIACEAE*) ON THE ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVE (PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN)

Рассмотрены особенности биологии, фитоценотическое поведение и возрастная структура ценотических популяций лилии поникающей на островах Дальневосточного государственного морского заповедника.

Лилия поникающая *Lilium cernuum* Kom. широко распространена на островах Дальневосточного государственного морского заповедника и занимает второе место после лилии двурядной *L. distichum* Nakai по численности и распространению. В качестве постоянного компонента она встречается в составе петрофитных злаково-разнотравных лугов, занимающих открытые склоны и скалистые обрывы невысоких морских террас. Реже произрастает среди каменистых россыпей на вершинах островных хребтов и на намывных песчано-галечных косах. На пологих участках склонов морских террас *L. cernuum* растет преимущественно в виде мелких скоплений, а на уступах скал — одиночно или по 2—3 особи, выступая в роли типичного ассектатора в сложившихся фитоценозах. На первых этапах сукцессий, в условиях ослабленной конкуренции между растениями *L. cernuum* может резко увеличивать свою численность и принимать активное участие в формировании растительного покрова пионерного типа.

Строение и развитие природных популяций *L. cernuum* до сих пор в литературе фактически не освещались. Интерес к этому виду ограничивается систематическими (Врищ, 1968, 1969) и прикладными селекционными работами. К настоящему времени получено много сортов, отличающихся высокими декоративными достоинствами (Заливский, 1952; Декоративные..., 1977). В ряде работ приводятся сведения по приуроченности популяций *L. cernuum* к определенным типам местообитаний (Комаров, 1901; Скрипка, 1960; Баркалов, 1987). Детальные исследования побеговых систем всех представителей сем. *Liliaceae* проведены М. В. Барановой (1971, 1976, 1986). *L. cernuum* в предложенной ею классификации относится к 3-му типу группы луковичных растений с удлиненным облиственным стеблем.

На наш взгляд, рассматриваемый вид может представлять определенный интерес для популяционной биологии в связи с относительно замкнутым характером развития его популяций на островах залива Петра Великого, период изоляции которых от материка для разных островов составляет от 9 до 11 тыс. лет (Велижанин, 1976). Особое внимание в этом отношении привлекает ценопопуляция лилии поникающей на намывной крупногалечной косе о-ва Большой Пелис, где численность ее составляет около 66 тыс. особей на 1 га. Здесь помимо обычной сиреневоцветной формы встречаются растения с буровато-белыми и чисто белыми цветками, а также отмечаются растения с фасциированными стеблями. На остальных островах заповедника более широко распространена var. *atropurpureum* Nakai.

В задачу наших исследований входило изучение особенностей биологии и характера распространения островных ценопопуляций лилии поникающей.

Материал и методика

Изучение ценопопуляций лилии поникающей проводили в вегетационные сезоны 1987, 1993—1995 гг.

Пространственное размещение растений, плотность и численность ценопопуляций на пологих склонах морских террас и намывных песчано-галечных косах изучали

методом картирования особей на трансектах 1 × 10 м с помощью рамки со сторонами 25 × 50 см, разделенной на ячейки 2.5 × 2.5 см. Рамку устанавливали в горизонтальной плоскости на металлические стойки. Трансекты закладывали в 10-кратной повторности. На морских обрывах подсчет растений вели на площадках 1 × 1 м. Возрастной состав определяли в период пика цветения растений с 13 по 25 июля согласно общепринятым методикам, используемым при изучении ценопопуляций (Работнов, 1950а, б; Уранов, 1967, 1975; Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1976, 1977). Для проверки правильности определения возраста растения фиксировали в 70%-м спирте и препарировали в условиях стационара. Рисунки делали с живых и фиксированных растений. При выделении возрастных состояний использовали литературные данные о жизненном цикле клубневых, луковичных и клубнелуковичных растений в условиях интродукции и в природе (Артюшенко, 1961; Федоров и др., 1962; Попова, 1965; Шорина, 1967).

Особенности биологии и возрастного развития

L. cernuum — многолетнее поликарпическое луковичное растение с удлиненным надземным облиственным стеблем, несущим очередные листья (Баранова, 1986). Полутуникатная луковица взрослого растения яйцевидной, удлиненно-яйцевидной или неправильно яйцевидной формы состоит из плотно сложенных мясистых белых запасающих чешуй и зачатка побега следующего цикла. Развитие *L. cernuum* в условиях культуры имеет ряд особенностей, не наблюдающихся в природе. Так, например, для всех стеблекорневых лилий, к которым относится и *L. cernuum*, И. Л. Заливским (1952) указывается на способность образовывать колонии «луковочек-деток» над стеблевыми корнями. Этот признак в условиях островов не проявляется. «Пазушных почек» на побеговой надземной части растения (Баранова, 1986) мы также не наблюдали. Размножение *L. cernuum* в природных условиях осуществляется исключительно семенным путем.

С последней декады мая в ценопопуляциях хорошо идентифицируются растения ювенильного и имматурного состояний. Группа ювенильных особей неоднородна. У большинства растений к началу лета развивается 1 ассимилирующий лист с 1 центральной жилкой, 2 неветвящихся придаточных корня, отходящих от донца луковицы, 1 внутренняя запасающая чешуя (рис. 1, *а*). В конце июня у части особей развивается 2-й зеленый лист, также имеющий только 1 центральную жилку. Лист весенней генерации к июлю обычно отмирает, разросшаяся влагалищная часть его становится запасающей чешуей. У другой группы молодых растений на смену недифференцированным листьям ювенильного типа развиваются листья со слабо заметными боковыми жилками, на луковичке у них появляется 3-й ветвящийся корень (рис. 2, *в*). У большей части ювенильных растений до августа сохраняются листья весенней генерации, а на 2 придаточных корнях обычно появляются боковые отростки (рис. 2, *б*). Признаков контрактильности на корнях у растений этой возрастной группы не отмечалось. Размеры луковиц у ювенильных растений варьируют от 0.5 до 8 мм, длина листочков — от 3 до 10 см.

Имматурные растения отличаются от ювенильных более крупными размерами листовых пластинок с хорошо заметными боковыми жилками, бо́льшим количеством запасающих чешуй, хорошо развитой системой придаточных корней. Эта возрастная группа также неоднородна, представлена 3 группами особей разной степени развития. Молодые (рис. 1, *б*) и среднеразвитые имматурные растения развивают 1 ланцетовидный лист (7—18 см дл.) и луковицу, состоящую из 4—8 запасающих и 1 влагалищной чешуй. Внутри луковицы находится замещающая почка, которая в июле состоит из 3 плотно сложенных, смыкающихся краями белых чешуек. От донца луковицы отходят 4—8 придаточных корней, часть их ветвится. В верхней трети корней хорошо выражены признаки контрактильности. В начале августа у среднеразвитых имматурных растений замещающая почка состоит из 4—5 чешуй и зачатка надземного побега. В составе ценопопуляций нередко встречаются имматурные растения, развивающие



Рис. 1. Прегенеративные растения *Lilium cernuum* в июле.

а — ювенильное, *б* — имматурное 1-го года развития (ум. в 1.5 раза), *в* — имматурное с задержкой развития, *г* — гинильное. Масштабная линейка: *а—г* — 1 см.



Рис. 2. Молодое генеративное (*а*) и ювенильные (*б, в*) растения *Lilium cernuum* в августе.
Масштабная линейка: *а—в* — 1 см.

одновременно 2 ассимилирующих листа, луковицу, состоящую из 9—11 запасающих чешуй и 2 влагалищных, хорошо развитую корневую систему, практически не отличающуюся от корневой системы взрослого растения (рис. 1, *в*). Замещающая почка в конце июля—августе у них состоит из 5 чешуек и зачатка надземного побега следующего года.

Отмирание наружных чешуй у растений ювенильного и имматурного состояний начинается с 1-й декады июля. Опустошаются и высыхают только самые верхние

концы наружных и части внутренних запасающих чешуй. В таком состоянии после отмирания листьев в конце августа растения зимуют.

У виргинильных особей развивается надземный побег, несущий листья взрослого типа. Они узколинейные, плотные, расположены очередно по спирали от середины до верхушки стебля. Над луковицей от стебля отходят 5—6 слабо разветвленных боковых корня. Запасающих чешуй 8—11, замещающая почка в июле состоит из 3 плотно сложенных белых наружных чешуек и зачатка побега следующего года (рис. 1, *г*). Из запасающих наружных чешуй полностью отмирают обычно 2—3; у остальных запасающих чешуй высыхает только верхняя треть.

Массовое цветение и плодоношение у *L. cernuum* в природных условиях наблюдалось нами на 3-й год развития растений. Часть особей переходила в генеративное состояние на 2-й год, минуя виргинильное состояние, что подтверждается отсутствием у них в луковице остатков надземного побега (рис. 2, *а*). Взрослая луковица недолговечна, живет 2—3 года. Генеративные растения можно разделить на 3 группы по мощности надземного побега и размерам луковицы. В I группу входят растения с 1—3 цветками в кисти и луковицей, состоящей из 13—21 запасающих чешуй и замещающей луковицы-почки из 4—7 чешуек. II группа представлена среднеразвитыми особями с 4—7 цветками в соцветии и луковицей, состоящей из 23—30 запасающих и 8—9 внутренних почечных чешуй. В III группу входят крупные растения, имеющие 8 и более (до 17) цветков в кисти и луковицу, сложенную 30—36 запасающими чешуями; внутренних почечных чешуй может насчитываться до 20. Как правило, у растений III группы надземные стебли плоские или ребристые, сильно облиственные; стеблевые придаточные корни плохо развиты. Выделение числа генеративных циклов у взрослой луковицы осложняется наличием виргинильного периода и перерывами в цветении у некоторой части генеративных особей. Сохраняющиеся в луковице остатки надземных побегов предыдущих циклов развития могут принадлежать как виргинильным, так и генеративным побегам. Активное опустошение и высыхание наружных запасающих чешуй у растений этой возрастной группы происходят в конце августа—сентябре в период роста плодов. Под зиму луковица уходит плотно укрытая чехлом из сухих чешуй.

Сенильный период у *L. cernuum* внешне практически не выражен. У отмирающих в текущем сезоне генеративных растений развиваются надземный побег с соцветием. Полного развертывания цветков соцветия не наблюдается, верхние бутоны не раскрываются. Отцветая, такие растения увядают, не завязывая плодов. При раскапывании обнаруживалось, что они имели рыхлую, распадающуюся на отдельные чешуи, луковицу бурого цвета. Как правило, это были особи с 9 и более цветками в кисти.

Продолжительность отдельных этапов онтогенеза зависит от условий местопроизрастания растений. Взрослая луковица обычно располагается на глубине 13—20 см, поэтому на участках со слабо развитым почвенным покровом условия для перехода растений в генеративное состояние неблагоприятны. На мелкогалечных участках намывных кос, сложенных из сильно разрушенного элювия гранитов, и на обнаженных каменистых склонах хребтов развитие растений происходит с задержкой на 1—3 года. Так, например, на пробной площадке, расположенной на участке галечной косы на о-ве Большой Пелис, растения находились в имматурном состоянии 2 вегетационных сезона практически без изменений. В жизни молодых растений особое значение имеет зимний сезон. В бесснежные зимы неоднократно наблюдалось выдувание ветрами почвы вместе с семенами и молодыми луковицами лилии. Но в тех местах, где имеется значительное скопление мелкозема (гумусированного песка), условия для развития и роста растений наиболее благоприятны. Луковица защищена не только слоем почвы, но и слоем галечника. Такие участки хорошо выделяются на галечных косах во время цветения растений в виде отдельных «локусов благополучия». Здесь растения быстро проходят все этапы онтогенеза и достигают своего максимального развития.

L. cernuum отличается высокой семенной продуктивностью. Процент завязей мало зависит от погоды и почти совпадает в сухие и дождливые сезоны: 88 % — 1987 г.

(дождливое лето); 89.3 % — 1993 г. (лето с равным количеством солнечных и пасмурных дней); 89.7 % — 1994 г. (сухое жаркое лето). В литературе указывается на возможность самоопыления у этого вида лилии. В отдельные годы, когда отмечаются сухая теплая осень, прохладная влажная ранняя весна следующего года и быстрое нарастание положительных температур в мае, наблюдается массовое развитие молодых растений во всех обычных для лилии сообществах. К следующему сезону выживает, как правило, только незначительная их часть.

Фитоценотическое поведение *L. cernuum* и возрастная структура ценопопуляций

Численность популяций *L. cernuum* определяется прежде всего площадью, занятой поясом приморских петрофитных разнотравно-злаково-полынных лугов. Набор видов характеризуется постоянством состава и близкими показателями обилия для всех островов заповедника. Ведущую роль играют *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm. — sp—cop_1; *A. mandshurica* (Kom.) Kom. — sp—cop_1; *Festuca ovina* L. — sp, *F. rubra* L. — sp. Остальные виды (*Koeleria tokiensis* Domin, *Leymus* mollis (Trin.) Hara, *Carex gmelinii* Hook. et Arn., *Allium condensatum* Turcz., *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen., *Cerastium furcatum* Cham. et Schlecht., *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *Peucedanum litorale* Worosch. et Gorovoi, *Plantago camtschatica* Link, *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch., *Scutellaria strigillosa* Hemsl., *Sedum maximowiczii* Regel, *Silene foliosa* Maxim., *Lilium cernuum* Kom.) — с обилием sol. Исключение составляет *Leymus mollis*, который на о-ве Фуругельма в полосе птичьих базаров образует самостоятельный пояс, охватывающий не только супралитораль, но и склоны морских террас и даже отроги островного хребта.

На мелких островах (Гильдебрандта, Дурново, Матвеева, в меньшей степени — на о-ве Де-Ливрона) пояс приморских лугов оттеснен со склонов морских террас на скалистые обрывы формациями лесной растительности. На более крупных островах (Большой Пелис, Стенина, Фуругельма) петрофитные злаково-разнотравные луга развиваются на каменистых склонах морских террас, на гребнях невысоких островных хребтов, реже на песчано-галечных наносах (бухты Западная и Северная о-ва Фуругельма) и играют значительную роль в сложении их растительного покрова. Плотность *Lilium cernuum* на морских обрывах не превышает 1—2 растения на 1 м^2. Растения размещаются на выступах или в трещинах скал в местах скопления гумуса единично или мелкими группами. На выположенных склонах террас распределение растений становится более равномерным. Плотность лилии повышается до 4—5 особей на 1 м^2. Общая численность ценопопуляций невелика. В сложившихся фитоценозах лилия играет очень незначительную роль. Даже в период пика цветения ее аспект в отличие от других компонентов петрофитных лугов выражен очень слабо.

Резко меняется фитоценотическое поведение *L. cernuum* на намывных песчано-галечных косах морских островов (Большой Пелис, Стенина). Растительный покров таких местообитаний неоднороден, представляет собой пеструю мозаику из элементов лесных, лесо-луговых, луговых, прибрежно-морских, рудеральных сообществ, испытывает значительное влияние со стороны соседних с ним растительных формаций коренного склона острова. *L. cernuum* выступает здесь в качестве активного компонента растительных группировок и образует ценопопуляции со значительной общей численностью особей. В период пика цветения (15—25 июля) она создает массовый сиреневый аспект. Распределение лилии носит хорошо выраженный неравномерный характер. По периферии сомкнутых насаждений намывной косы выделяется полоса шириной около 3 м, на которой *L. cernuum* играет роль субдоминанта наравне со злаками-эдификаторами (*Poa angustifolia* L., *Festuca ovina*, *F. rubra*). Плотность *Lilium cernuum* составляет в среднем 47 растений на 1 м^2. По направлению в глубь насаждения численность лилии быстро снижается до 5—6 экземпляров на 1 м^2. Основным фактором, определяющим возрастную структуру ценопопуляций и характер распределения растений в местообитаниях пионерного типа, является степень

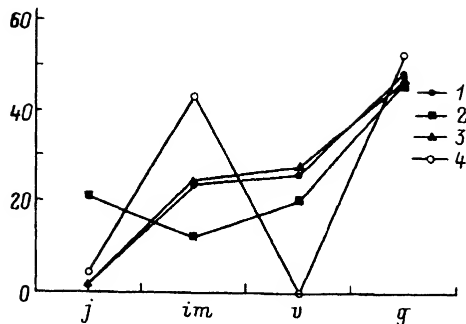


Рис. 3. Возрастные спектры ценопопуляций *Lilium cernuum* пионерных растительных сообществ.

1 — намывная галечная коса, о-в Стенина, 1994 г.; *2* — песчано-галечная коса, о-в Большой Пелис, 1994 г.; *3* — то же, 1995 г.; *4* — обнаженный склон морской террасы, о-в Де-Ливрона, 1995 г. По оси абсцисс — возрастные группы, по оси ординат — доля возрастных групп в общем составе ценопопуляций, %.

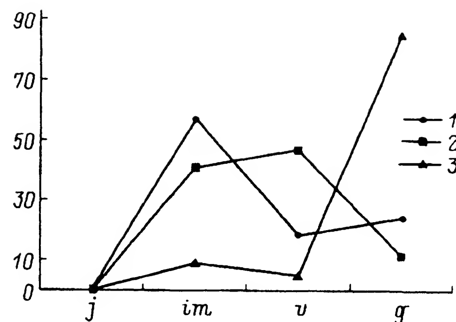


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций *Lilium cernuum* приморских петрофитных разнотравно-злаково-полынных лугов.

1 — о-в Фуругельма, 1993 г.; *2* — о-в Большой Пелис, 1994 г.; *3* — то же, 1995 г. По оси абсцисс — возрастные группы, по оси ординат — доля возрастных групп в общем составе ценопопуляции, %.

заселения галечников злаками. На плотнозадернованных участках, занятых петрофитными лугами, случайным образом распределены отдельные средневозрастные генеративные растения *L. cernuum* с 4—7 цветками в кисти. Возобновление здесь практически отсутствует. По направлению к открытым галечникам резко возрастает численность особей прегенеративных возрастных групп. Ювенильные и имматурные растения, как правило, размещаются небольшими скоплениями по краям дерновинок злаков и на свободных участках, покрытых слоем мелкозема. В группе генеративных растений начинают преобладать молодые особи с 1—3 цветками в кисти.

Полночленные (или полносоставные) ценопопуляции были зафиксированы только в местообитаниях пионерного типа (рис. 3). Возрастные спектры ценопопуляций *L. cernuum*, входящих в состав растительных сообществ, находящихся на ранних стадиях сукцессий, можно назвать полночленными равносторонними. Соотношение численности подроста и генеративных растений близко к единице. Возрастные спектры могут быть одно- и двухвершинными, с максимумом, приходящимся на имматурные и генеративные растения. Наиболее стабильной составляющей является группа генеративных особей. В ней преобладают молодые растения. На 1000 экземпляров приходится в среднем 440 растений с 1 цветком, 300 — с 2, 150 — с 3, 50 — с 4, 20 — с 5, по 10 — с 6 и далее, до 12 цветков в кисти. Соотношение разных возрастных групп фракции прегенеративного периода более неустойчивое. На численности молодых растений отражается степень равномерности ежегодного пополнения ценопопуляций. Кроме того, на ранних этапах онтогенеза заметнее сказываются почвенно-климатические, гидрологические, фитоценотические условия произрастания. Левая часть возрастных спектров очень динамична, и по соотношению возрастных групп прегенеративных растений разные участки даже в пределах одного местообитания значительно отличаются друг от друга.

В сложившихся фитоценозах из состава ценопопуляций выпадают ювенильные особи. Численность растений остальных возрастных групп зависит от условий конкретного фитоценоза. Здесь мы имеем целый набор одновершинных спектров с различным сочетанием возрастных групп, что предполагает индивидуальный путь развития каждой из ценотических популяций (рис. 4).

Таким образом, полученные данные свидетельствует о возможности применения популяционно-онтогенетического подхода для изучения ценопопуляций луковичных поликарпиков, к которым относится и *L. cernuum*. При этом следует учитывать ряд

биологических особенностей, характерных для роста и развития этого вида в природных условиях.

1. Развитие растений идет с последовательным прохождением всех возрастных состояний и может идти с пропуском одного из них — виргинильного.

2. Сенильный период у *L. cernuum* практически не выражен. В начале вегетационного сезона признаки сенильности можно заметить только в подземной сфере. Отмирающие в текущем сезоне генеративные растения развивают надземный побег с соцветием. После периода цветения растения, не завязывая плодов, отмирают.

3. С увеличением возраста практически до отмирания у *L. cernuum* идет усиление генеративной функции. Виды с таким типом онтогенеза выделяются в особую группу и требуют создания для них собственной системы возрастных состояний применительно к целям ценопопуляционных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией (на примере декоративных растений) // Морфология растений. М., 1961. Т. 2. С. 154—157.

Баранова М. В. Морфогенез луковиц лилий // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1593—1604.

Баранова М. В. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1696—1708.

Баранова М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308—1320.

Баркалов В. Ю. Лилиевые — *Liliaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. С. 359—376.

Велижанин А. Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады АН СССР. 1976. Т. 231. № 1. С. 205—207.

Врищ Д. Л. Узколистные виды лилий Дальнего Востока // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1466—1475.

Врищ Д. Л. Лилии Дальнего Востока и Восточной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 14 с.

Декоративные растения для открытого грунта СССР. Л., 1977. Т. 2. 459 с.

Заливский И. Л. Лилии. М.—Л., 1952. 112 с.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. 1. 461 с. (Тр. С.-Петерб. ботан. сада. Вып. 20).

Попова Т. А. Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана // Биология и экология растений целинных районов Казахстана. Геоботаника. М.—Л., 1965. Вып. 17. С. 7—63.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.—Л., 1950а. Вып. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.—Л., 1950б. Вып. 6. С. 7—204.

Скрипка М. А. Дикорастущие многолетние декоративные травянистые растения юга Дальнего Востока для зеленого строительства. Владивосток, 1960. 36 с.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 1. Вып. 24 (1). С. 119—134.

Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: стебель и корень. М.—Л., 1962. 351 с.

Шорина Н. И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 70—99.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.
Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., 1977. 134 с.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 4 VI 1996

SUMMARY

Lilium cernuum Kom. is a common component of the maritime petrophytic grass-forb meadows of the island of the Far East Marine Reserve. The coenopopulations consist of specimens of all age-related groups — seeds, juvenile, immature, virginal, generative, senile plants. The age-spectra of the coenopopulations are either complete or incomplete, depending on phytocenotic and ecological conditions.

УДК 582.572.224 (479)

Бот журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Р. К. Аскерова

НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ РОД ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА — *ASPHODELUS* (*ASPHODELACEAE*)

R. K. ASKEROVA. A NEW ADVENTIVE GENUS OF THE FLORA OF THE AZERBAIJAN — *ASPHODELUS* (*ASPHODELACEAE*)

Выявлен новый адвентивный род для Азербайджана, представленный здесь двумя видами: *Asphodelus fistulosus*, *A. tenuifolius*.

Род *Asphodelus* L. является типом подсемейства и трибы близких родов, которые ранее приводились в составе сем. *Liliaceae* s. l., а в настоящее время включены в признанное самостоятельным сем. *Asphodelaceae*. Немногочисленные представители этого семейства, такие как *Asphodeline* Reichenb., *Eremurus* Bieb., *Anthericum* L., издавна известны на Кавказе. Однако род *Asphodelus*, ареал которого находится в основном в пределах Средиземноморья, в региональных «флорах» и определителях — «Флора СССР» (Черняковская, 1935), «Флора Кавказа» (Гроссгейм, 1940), «Определитель растений Кавказа» (Гроссгейм, 1949), «Флора Азербайджана» (Прилипко, 1952) — для Кавказа до сих пор не приводился.

В 1937 г. семена *Asphodelus fistulosus* L. были завезены из Средиземноморья в Бакинский ботанический сад с целью интродукции. Выращенные в открытом грунте растения прижились, приспособившись к природным условиям Апшеронского п-ова. В свое время, благодаря засухоустойчивости и декоративным качествам, они вызвали интерес у исследователей (Капинос, Гусейнова, 1966; Гусейнова, 1967), но позднее растения были преданы забвению и принимались за *Asphodeline*.

Известно, что род *Asphodeline* выделен из рода *Asphodelus*, и различия между ними выражаются в следующем: у *Asphodelus* безлистный цветочный стебель, листья с пленчатым влагалищем сосредоточены в прикорневой розетке, тычиночные нити почти одинаковой длины; у *Asphodeline* цветочный стебель олиствен, листья с пленчатыми влагалищами образуются в нижней половине стебля, тычиночные нити заметно различной длины.

Наблюдая длительное время в Бакинском ботаническом саду за *A. fistulosus*, мы убедились в том, что вид полностью натурализовался и свободно произрастает на неконтролируемых участках сада, образуя группы или одиночно.

Просматривая находящиеся в Гербарии Института ботаники АН Азербайджанской Республики (BAK) материалы по роду *Asphodeline*, мы обнаружили среди сборов

A. dendroides (Hoffm.) Woron. экземпляр, относящийся к роду *Asphodelus* и по общим признакам соответствующий виду *A. tenuifolius* Cav. Растение собрано в Талыше (Ленкоранский р-н, территория Института многолетних насаждений, на плантациях, 7 VIII 1945, Л. Прилипко).

Таким образом, в настоящее время можно считать, что в Азербайджане встречаются 2 адвентивных вида рода *Asphodelus* — *A. fistulosus* и *A. tenuifolius.*

A. fistulosus произрастает на Апшероне, в юго-западной части Бакинского ботанического сада, и имеет тенденцию к расширению своего ареала. Массово зацветает в конце марта—начале апреля, плодоношение заканчивается к концу июля.

Поскольку мы имели возможность проследить весь период вегетации растений и учитывая, что род является для флоры Азербайджана новым, мы сочли нужным дать описание *A. fistulosus.*

Растение многолетнее, 40—80 см выс., образует корневище с более или менее короткими шнуровидными корнями. Цветки в бутонах с розовато-белыми листочками околоцветника, посередине с коричневой жилкой; у раскрывшихся цветков околоцветник белый, колесовидный, с 3 продолговатыми листочками (0.6 мм шир.), чередующимися с 3 более узкими (0.4 мм шир.). Тычинок 6 — 3 внутренних и 3 почти равных им наружных; тычиночные нити внизу расширены и закрывают завязь; пыльники интенсивно коричневые, прикреплены спинками. Столбик по длине равен тычинкам, на верхушке образует 3 ясно выраженных розовых головчатых рыльца. Коробочки 5—6 мм в диам., прижатые к стеблю, вместе с ножкой около 10 мм дл.

A. tenuifolius известен пока в единственном экземпляре из юго-восточной части Азербайджана — Талыша. Растение собрано в стадии плодоношения. Это однолетник около 40 см выс., с тонким стержневым корнем. Коробочки 4—5 мм в диам., вместе с ножкой около 8 мм дл.

Во «Flora Europaea» (Richardson et al., 1980) *A. tenuifolius* отнесен в синонимы *A. fistulosus.* Во «Flora Iranica» P. Wendelbo (1982), принимая во внимание более мелкие цветки у образцов из Ирана, временно (до изучения всего разнообразия форм *A. fistulosus*) сохранил *A. tenuifolius* в статусе вида. Ареал этого вида охватывает Макаронезию (о-ва Мадейра, Канарские о-ва), южную Европу, северную Африку и юго-западную Азию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Liliaceae // Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1940. Т. 2. С. 88—191.

Гроссгейм А. А. Liliaceae // Определитель растений Кавказа. М., 1949. С. 604—625.

Гусейнова С. О. Цитоэмбриологическое исследование некоторых древних и редких кавказских видов семейства лилейных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1967. 20 с.

Капинос Г. Е., Гусейнова С. О. К биологии *Asphodelus fistulosus* L. на Апшероне // Изв. АН Азерб.ССР. 1966. № 4. С. 20—25.

Прилипко Л. И. Род *Asphodeline* // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 121—122.

Черняковская Е. Т. Род *Asphodeline* // Флора СССР. М.—Л., 1935. Т. 4. С. 32—37.

Richardson I. B. K., Smythies B. E., Webb D. A. Asphodelus, Asphodeline // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 17—18.

Wendelbo P. Liliaceae. I // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, Austria, 1982. N 151. P. 1—30.

Институт ботаники
АН Азербайджанской Республики
Баку

Получено 7 XII 1995

SUMMARY

A new adventive genus is represented in Azerbaijan by two species, *Asphodelus fistulosus* and *A. tenuifolius.*

УДК 069.51 : 582.893 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© В. М. Виноградова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* (*UMBELLIFERAE*) СРЕДНЕЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА (LE). 1. *ANGELICA—HYALOLAENA*

V. M. VINOGRADOVA. TYPE SPECIMENS OF THE *APIACEAE* (*UMBELLIFERAE*) TAXA FROM CENTRAL ASIA KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). 1. *ANGELICA—HYALOLAENA*

Приведена первая часть списка (60 видов и 17 родов) типовых образцов семейства зонтичных, хранящихся в Среднеазиатском секторе гербария LE. Наиболее крупные роды в списке: *Carum* (12 видов), *Ferula* (10), *Bupleurum* (9), *Aulacospermum*, *Bunium*, *Hyalolaena* (по 5).

Гербарий типов начал создаваться в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР (LE) в 30-х годах нашего века, однако наиболее активно выделение типов и комплектование их хранилищ происходило с 60-х годов (Липшиц, Васильченко, 1968). В настоящее время коллективом сотрудников БИН под руководством А. Л. Тахтаджяна ведется работа по составлению каталога типовых образцов сосудистых растений, хранящихся в LE.

Мною изучаются типовые образцы по сем. *Apiaceae*. Наиболее крупная коллекция по этому семейству, выделенная ранее из общего фонда гербария сектора Средней Азии и хранящаяся отдельно, по приблизительным подсчетам имеет 470 названий.

По данным «Флоры СССР» (Шишкин, 1950, 1951), в составе этой коллекции должно быть более 70 типов видов, описанных в свое время Э. Л. Регелем и И. Ф. Шмальгаузеном (найдена едва ли половина этих образцов), большое количество типовых образцов оставили здесь Ф. И. Рупрехт, В. И. Липский, О. А. и Б. А. Федченко, Е. П. Коровин, М. Г. Попов, Б. К. Шишкин, И. А. Линчевский. Немало типовых образцов передали нам московские ботаники М. Г. Пименов и Е. В. Клюйков.

В связи с неполнотой существующей типовой коллекции по семейству зонтичных и необходимостью дальнейшей работы по извлечению типовых образцов из основного фонда гербария сектора Средней Азии роды и виды расположены в порядке алфавита.

В настоящей статье представлены следующие сведения о видах: название таксона с указанием автора и первоисточника; название таксона, принятое в настоящее время; категория типа; текст гербарной этикетки; число листов (в скобках), если их более одного; фамилия ботаника, выделившего тип в гербарии, а также год, когда это было сделано; указание гербариев, в которых также хранится типовая коллекция.

1. *Angelica multicaulis* M. Pimen. 1972, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 77, 5 : 90.

Holotypus cum isotypo: «Средняя Азия, центральный Тянь-Шань, хр. Терскей Алатау, долина р. Сарыджас между устьями Куйлю и М. Талды-су, на склонах, сложенных конгломератами, 21 VIII 1969, № 2095 [fr. mat.] М. Г. Пименов и др.». Isotypus — MW (fide Губанов, 1993).

Указанные Пименовым при описании вида паратипы в Гербарии LE не найдены.

2. *Anthriscus glacialis* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23 : 145.

Lectotypus cum isolectotypo (Виноградова, h. l., fide Пименов, 1978 in sched.): «Бухара, Каратегин, Назар-айляу, 8000′, 2 VIII 1896, № 186, В. Липский».

В Гербарии LE имеются также 11 синтипов.

3. *Archangelica komarovii* Schischk. 1951, Фл. СССР, 17 : 353. — [=*Angelica komarovii* (Schischk.) V. Tichom.].

Holotypus cum isotypo: «Flora Seravschanica. Iskander-Kul, V [1893], sine num., V. Komarov, [fl.]».

4. *Aulacospermum alaicum* M. Pimen. et Kljuykov, 1983, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 88, 6 : 90, рис. Д—З.
Isotypus: «Kirghizia, jugum Alaicum, declivium septentrionale, in systemate fluvii Soch, pars superior faucium Augul, ad declivitates schistosis in Juniperetum, 13 VII 1981, N 300, M. Pimenov et al.». Holotypus — MW (fide Губанов, 1993).

В протологе написано «schistoses».

5. *A. gracile* M. Pimen. et Kljuykov, 1983, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 88, 6 : 89, рис. А—Г.
Isotypus: «Jugum Alaicum, declivium septentrionale, in valle fluvii Kirghiz-ata, inter pag. Aldyke et Koldai, 17 VII 1981, N 413, [fl. et fr. immat.], E. Kljuykov». Holotypus — MW (fide Губанов, 1993).

6. *A. plicatum* M. Pimen. et Kljuykov, 1990, Бот. журн. 75, 1 : 90, рис. 1, 2.
Holotypus: «Kirghizia, prov. Naryn, in vall. fl. Arpa infra ostium fluminis Chilbili in declivibus arduis schistoso-lapidosis in regione Juniperetorum, 5 VII 1987, N 732, [fl. et immat, fr.], M. Pimenov, E. Kljuykov». Isotypi (5) cum paratypi (3) — MW (fide Губанов, 1993); isotypus cum paratypo — FRU (fide Пименов, Клюйков, 1990 : 90).

7. *A. rupestre* M. Pop. 1935, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 44 : 130.
Lectotypus (Виноградова, h. l.): «Каз. АССР, Заилийский Алатау, р. М. Алма-атинка между домом отдыха СПК и Медеу. Правый берег, в трещинах гранитных скал, 23 VI 1933, sine num., М. Г. Попов, [цв.]».

8. *A. simplex* Rupr. 1869, Sert. tiansch.: 49.
Lectotypus (Виноградова, h. l.): «Molda asu Schlucht. In regione sylvatis jugi Tian-Schan, 12 VIII 1867, sine num., Fr. Osten-Sacken».
Имеются 2 синтипа.

Экземпляр, цитированный в ревизии рода *Aulacospermum* (Клюйков и др., 1976) для вида *A. simplex* Rupr. в качестве типа, в действительности им не является, так как в протологе тип не был обозначен. Я предлагаю считать лектотипом этого вида образец с этикеткой, указанной выше, который выбран мною из 3 синтипов, хранящихся в Гербарии LE.

9. *Autumnalia botschantzevii* M. Pimen. 1989, Бот. журн. 74, 10 : 1493, рис. 1, *А*, *Б*.
Holotypus: «Kazachstania, prov. Chimkent, Montes Karatau, declivium occidentale jugi Boroldai, vallis fl. Boroldai, Mts. Aktas, 19 IX 1987, N 875, [fl. et fr.], M. Pimenov». Isotypi (6) et paratypi (2) — MW (fide Губанов, 1993); isotypus — AA (fide Пименов, 1989).
Имеются 3 паратипа.

Голотип размещен на 3 гербарных листах.

10. *A. innopinata* M. Pimen. 1989, Бот. журн. 74, 10 : 1495, рис. 1, *В*.
Holotypus: «Uzbekistania, prov. Navoi, Montes Nuratau, jugum Karatau, declivum australe prope trajectum Kara-Karga, 21 IV 1986, N 96, M. Pimenov et al.». Isotypi (2) — MW (fide Губанов, 1993).

Типовой образец имеет только розетку прикорневых листьев, генеративный побег отсутствует.

11. *Bunium badachschanicum* R. Kam. 1977, Новости сист. высш. раст. 14 : 190.
Holotypus: «Таджикистан, Западный Памир, бассейн р. Гунт: Шугнанский хребет, г. Хорог, окр. Памирского ботан. сада, арык Ханиф, 2550 м, на осыпи, 14 VII 1964, sine num., В. И. Грубов и др.».

В протологе указан месяц июнь, видимо, ошибочно.

12. *B. gypsaceum* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 25.
Isotypus (Бочанцев, 1962 in sched): «Asia media, Pamir-alaj. In gypsaceis inter urbes Bajssun et Denau hand procul a fonte Chodschaipak, 11 V 1930, N 203, [fl. et immat fr.], Botschantzev et Vvedensky». Holotypus — TAK (fide Коровин, 1948 : 25).

13. *B. kuhitangi* Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 274.
Lectotypus (Виноградова, h. l., fide Бочанцев, 1962 in sched.): «Вершина Кугитанга против кишл. Ходжа-филь-ата, высокогорные луга с колючими кустарниками и каменистые склоны, 27 VI 1931, № 462, [цв.], S. A. Nevski».

14. *B. longilobum* Kljuykov, 1982, Бот. журн. 67, 4 : 544.
Holotypus: «Turkomania, Badchyz, jugum Gijas-Gedyk, prope custodiam Rachmatur, 17 V 1975, N 515, [fl.], E. Kljuykov, I. Baranova». Isotypus — MW (fide Губанов, 1993).

15. *B. seravschanicum* Korov. 1927, Бюлл. Среднеаз. унив. 15 : 125.
Isolectotypus: «Buchara, prov. Rochan supra cast. Kala-i-Vamar in ascensu, faucium Odudi in lapidosis, 8700—9000′, 10 VIII 1901, sine num., fl., Alexeenko». Lectotypus — TAK (fide Коровин, 1950).

16. *Bupleurum badachschanicum* Lincz. 1950, Фл. СССР, 16 : 596.
Holotypus: «Regel. Iter Turkestanicum. Darvas: Omar ad fl. Pandsch ripam sinistram, IX 1882, sine num., [fl. et immat. fr.], A. Regel».

17. *B. czimganicum* Lincz. 1950, Фл. СССР, 16 : 595. — [=*B. exaltatum* Bieb.].
Holotypus: «Flora Turkestanica, Чимган, стоянка, 16 VII 1897, sine num., [цв.], Olga Fedtschenko».

18. *B. densiflorum* Rupr. 1869, Sert. tiansch.: 47.
Lectotypus (Линчевский, 1950): «Am Tschatyrkul. In regione alpina jugi Thian-Shan, 26 VII 1867, sine num., Fr. Osten-Saken».

19. *B. falcatum* L. subsp. *exaltatum* (Bieb.) H. Wolff var. *linearifolium* (DC.) Boiss. f. *lipskianum* K.-Pol. 1915, Тр. Петерб. бот. сада, 30 : 214. — [=*B. lipskyanum* (K.-Pol.) Lincz.].
Holotypus cum isotypi (2): «Бухара, Дарваз, Мазарский хр., сев. склон, ледник Сикогач, 9800′, 22 VII 1899, sine num., [пл.], В. И. Липский».
Имеется 1 синтип.

20. *B. ferganense* Lincz. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 222.
Holotypus cum isotypi (3): «Западно-тяньшанская экспедиция 1950 г. Склон Ферганского хр., басс. р. Гава, юго-западные склоны г. Шамурад, обнажения красных песчаников, 2000 м над ур. м., 10 VIII 1950, № 170, [пл.], И. А. Линчевский, О. И. Рожкова».

21. *B. gulczenze* O. et B. Fedtsch. 1907, Тр. Петерб. бот. сада, 28 : 18.
Lectotypus (Линчевский, 1950): «O. A. et B. A. Fedtschenko. Plantae Turkestanicae. Алайский хребет, между Гульшей и Лянгаром, 15 VIII 1901, [незр. пл.], sine num.».
Имеется 1 синтип.

22. *B. isphairamicum* M. Pimen. 1989, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 94, 2 : 80.
Isotypi (2): «Киргизская ССР, северный склон Алайского хребта, басс. р. Исфайрам, р. Сурманташ, 13 VII 1987, № 314, [цв.], М. Г. Пименов и др.». Holotypus, isotypus et paratypus — MW (fide Губанов, 1993).

23. *B. kokanicum* Regel et Schmalh. 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 29. — [=*B. densiflorum* Rupr.].

L e c t o t y p u s (Виноградова, h. l., fide Линчевский, 1950 in sched.): «Коканское ханство. Перевал Джиптык, 22 VI 1871, sine num., [цв.], О. Федченко».

Имеются 2 топотипа.

24. *B. rosulare* Korov. ex M. Pimen. et Sdobn. 1983, Опред. раст. Ср. Азии, 7 : 372.

P a r a t y p u s: «Киргизия, верховье р. Таласс, Таласский Алатау, р. Ортокошой, 21 VIII 1973, № 1760, [незр. пл.], М. Г. Пименов». Holotypus — TAK (fide Пименов, 1983 : 372), paratypus (3) — MW (fide Губанов, 1993).

25. *Carum alaicum* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23 : 127. — [=*Elaeosticta alaica* (Lipsky) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom.].

L e c t o t y p u s (Виноградова, h. l.): «O. et B. Fedtschenko. Plantae Turkestanicae. От Мады до Лянгара, 26 VI 1901, sine num., цв., Федченко».

Имеется 1 синтип.

26. *C. chaerophylloides* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 585. — [=*Bunium chaerophylloides* (Regel et Schmalh.) Drude.].

L e c t o t y p u s (Виноградова, h. l.): «Могул-тау, 29 IV [sine dies et sine num.], Sewerzow».

Имеется 1 синтип.

27. *C. gracile* Zinger, 1901, Тр. бот. сада Юрьев. унив. 2 : 162. — [=Bunium capusii (Franch.) Korov.].

L e c t o t y p u s (Виноградова, h. l.): «Сухой правый берег Сыр-Дарьи у впадения р. Келеса, 13 V 1898, sine num., И. Гейер».

28. *C. heterophyllum* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 586. — [=Bunium persicum (Boiss.) B. Fedtsch.].

L e c t o t y p u s (Виноградова, h. l.): «Зеравшанский бассейн, между Варзаминором и Пети, 4500—6000′, 12 VII 1870, sine num., О. Федченко».

Имеются 2 синтипа.

29. *C. korshinskii* Lipsky, 1904, Тр. Петерб, бот. сада, 23, 1 : 128. — [=*Elaeosticta hirtula* (Regel et Schmalh.) M. Pimen. et V. Tichom.].

L e c t o t y p u s cum i s o l e c t o t y p i (2) (Виноградова, h. l.): «Ур. Ольгин Луг, в арчевом лесу на сев. склоне, 15 VII 1895, sine num. S. Korshinsky».

30. *C. platycarpum* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 132. — [=*Oedibasis platycarpa* (Lipsky) K.-Pol.].

L e c t o t y p u s cum i s o l e c t o t y p o (Виноградова, h. l.): «Сыр-Дарьинская обл., между Пскемом и Нанаем, 1 VI 1903, № 284, [цв.], В. Липский».

Имеются 2 синтипа.

31. *C. setaceum* Schrenk, 1841, Enum. pl. 1 : 61. — [=*Bunium setaceum* (Schrenk) H. Wolff.].

L e c t o t y p u s cum i s o l e c t o t y p i (6) (Виноградова, h. l.): «Songarei, mont. Arganaty, 1 VI 1840, sine num., Schrenk».

32. *C. sewerzowii* Regel, 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 588. — [=*Mogoltavia sewerzowii* (Regel) Korov.].

L e c t o t y p u s cum i s o l e c t o t y p o (Виноградова, h. l., fide Бочанцев, 1959 in sched.): «Turkestan, Mogol-tau, 4 V 1844, sine num., Sewerzoff».

Имеются 2 синтипа.

33. *C. sogdianum* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 118. — [=*Bunium chaerophylloides* (Regel et Schmalh.) Drude].

Lectotypus (Виноградова, h. l.): «Между Ташкентом и Келесом, 22 IV 1871, sine num., О. Федченко».

Имеются 54 синтипа.

34. *C. tamerlanii* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 129. — [=*Oedibasis tamerlanii* (Lipsky) Korov. ex Nevski.].

Lectotypus cum isolectotypo (Виноградова, h. l.): «Flora Seravschanica Urgut, alt. 3800 pd. (зона степей), 21 V 1892, [цв.], sine num., V. Komarov».

Имеются 6 синтипов.

35. *C. trichophyllum* Schrenk, 1841, Enum. pl. 1 : 61. — [=*Hymenolyma trichophylla* (Schrenk) Korov.].

Lectotypus cum isolectotypi (2) (Виноградова, h. l.): «Songarei. Steppe vor der Aksu, 10 VI 1840, sine num., Schrenk».

36. *C. turkestanicum* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 113. — [=*Bunium capusii* (Franch.) Korov.].

Lectotypus cum isolectotypo (Виноградова, h. l.): «A. Regel. Iter Turkestanicum. Karnak, Karatau, 1876, N 26».

Имеются 3 синтипа.

37. *Chaerophyllum bobrovii* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 591. — [=*C. bulbosum* L.].

Holotypus: «Е. Г. Бобров. Исследования Юго-западного Копет-Дага. Ущ. Пор-Дере, в тени орехов, 1760 м, 24 VI 1930, sine num., Е. Бобров».

38. *Chidiocarpa alaica* M. Pimen. 1983, Бот. журн. 68, 1 : 88.

Holotypus: «Tadzhikistania orientalis, declive australe jugi Alaici, prope pag. Kitschik-Karamyk, in loco paludoso, 24 VIII 1975, N 1332, M. Pimenov». Isotypi (3) — MW (fide Губанов, 1993).

39. *Conopodium allioides* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 588. — [=*Cnidiocarpa allioides* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom.].

Lectotypus (Клюйков, 1983): «A. Regel Iter Turkestanicum. Kokschar, 6000—7000′, Tschotkal (Taschkentes Alatau), VIII 1876, A. Regel».

Имеются 4 синтипа.

40. *C. hirtulum* Regel et Schmalh. 1882. Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 28. — [=*Elaeosticta hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom.].

Lectotypus cum isolectotypi (2) (Клюйков, 1983): «In montibus Maili, 30 VI [sine dies, sine num], Krause».

41. *Elaeosticta conica* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 31.

Isotypus: «Памиро-алай. Пестроцветные низкогорья к юго-востоку от г. Гузар. Ур. Дультары кизил близ к. Кизылчи. Глинистые красноцветные осыпи склонов, 19 V 1935, № К-7, [цв.], Ю. Словинский». Holotypus — TAK (fide Коровин, 1948 : 31).

42. *Eryngium balchanicum* Bobr. 1950, Фл. СССР, 16 : 589. — [=*E. billarderi* Delar.].

Holotypus cum isotypi (2): «Туркменистан. Б. Балханы, подножье южного склона, ущелье близ родн. Берк-Чешме, 3 VI 1928, № 286, sine num., E. Bobrov, A. Jarmolenko».

43. *E. mirandum* Bobr. 1950, Фл. СССР, 16 : 589. — [=*E. octophyllum* Korov.].
Holotypus: «Каракалпакские Кзыл-Кумы, г. Бель-тау, 21 VI 1932, sine num., K. Муравлянский».

44. *Ferula aitchisonii* K.-Pol. 1921, Новости сист. высш. раст. 2, 16—17 : 61.
Lectotypus cum isolectotypo (Виноградова, h. l.): «Ферганская обл. Андижанский уезд, холмистая возвышенность по сев. склонам гор Кулган-Тау, на пути из Сузака в Базар-курган, 8 VII 1911, № 1452, О. Кнорринг, З. Минквиц».

45. *F. alaica* M. Pimen. et Melibaev, 1988, Бот. журн. 73, 11 : 1604.
Holotypus cum isotypo: «Kirghizia, jugum Alaicum declivum septentrionale, montes Arpalyk, ad yuniperetorum callucatorum margies, 12 VII 1987, N 265, [fr.], M. Pimenov et al.». Isotypi (2), paratypi (2) — MW (fide Губанов, 1993).

46. *F. angustiloba* M. Pimen. 1976, Бот. журн. 61, 9 : 1230.
Holotypus: «Tian-Schan septentrionalis, Kirghizia, jugum Kungei-Alatau, declivitas australis, prope trajectum Santasch ad marginam piceeti, 12 VII 1970, N 751, [fr. immat.], M. Pimenov, B. Trusov». Isotypus cum paratypo — MW (fide Губанов, 1993).

Указанная в протологе дата сбора «17 июля» (а не 12 июля), видимо, дана ошибочно. Типовой экземпляр смонтирован на двух гербарных листах.

47. *F. badrakema* K.-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 2, 16—17 : 62.
Lectotypus cum isolectotypi (2) (Виноградова, h. l., fide Бочанцев, in sched.): «Plantae Turkestaniae, prov. Turgai Transcaspica. Кушка, пески, 6 IV 1905, N. Androssow».

48. *F. botschantzevii* Korov. 1964, Новости сист. высш. раст.: 246.
Holotypus cum isotypi (3): «Южный Таджикистан, горы Койки-Тау к западу от кишл. Хошады, каменисто-мелкоземистые склоны, 19 V 1960, № 144, В. П. Бочанцев, Т. В. Егорова».
Один изотип смонтирован на двух гербарных листах.

49. *F. decurrens* Korov. 1964, Новости сист. высш. раст.: 247.
Lectotypus cum isolectotypi (3) (Коровин, 1964): «Средняя Азия. Таджикистан, горы в окр. кишл. Баг на р. Пяндж. Красные песчаники по правому берегу речки Шпиляу, каменистые склоны, 1 VI 1960, № 772, В. П. Бочанцев, Т. В. Егорова».

50. *F. equisetacea* K.-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 2, 16—17 : 65.
Lectotypus (Виноградова, h. l.): «Бухара, Гиссар, ущ. р. Каратау выше Хакими, 6000′, 24 VI 1897, sine num., [цв.], В. Липский».
Имеется 1 синтип.

51. *F. fedtschenkoana* K.-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 2, 16—17 : 66.
Lectotypus cum isolectotypi (2) (Виноградова, h. l.): «Самаркандская обл. и уезд Арча-Майдан, стоянка, арчевый лес, 8 VII 1913, № 92, Fedtschenko».
Имеются 3 синтипа.

52. *F. helenae* U. Rakhmak. et S. Melib. 1982, Новости сист. высш. раст. 19 : 117.
Holotypus: «Уз. ССР. Хр. Нуратау, горы Писталау, с. Балыклы, на щебнистых склонах, 18 IV 1977, № 1483 [цв.], У. Рахмакулов, С. Мелибаев».

В гербарии LE изотип отсутствует, хотя о нем сказано в протологе. В первоописании указано также, что изотип есть в г. Ташкенте (TAK).

Имеются 3 паратипа.

53. *F. ovczinnikovii* M. Pimen. 1983, Опред. раст. Ср. Азии, 7 : 377.

Holotypus: «Зеравшанский хребет, каменистая степь по сев.-вост. крутому склону гор в районе устья р. Кштут, 7 VI 1932, sine num., [цв.], П. Н. Овчинников, А. Слободов».

Имеются 3 паратипа.

54. *Ferulago turkomanica* Schischk. 1946, Бот. журн. 31, 6 : 10. — [=*F. subvelutina* Rech. f.].

Holotypus cum isotypi (2): «И. А. Линчевский. Растения Туркмении. Центр. Копет-даг: окр. сел. Гермаб, каменистые склоны ущ. рч. Гермаб ниже сел. (Сакизяб), 2 VIII 1931, sine num., [незр. пл.], И. А. Линчевский».

55. *Galagania fragratissima* Lipsky, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 18 : 63.

Lectotypus cum isolectotypo (Виноградова, h. l.): «Бухара. Гиссар, Ромит, 4100′, 21 VII 1896, № 92, [пл.], В. Липский».

Имеются 19 синтипов.

56. *Hyalolaena depauperata* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 20.

Neotypus: «Узбекистан, Кашка-Дарьинская обл., пестроцветные соленосные низкогорья к северу от г. Карши, 31 V 1978, № 232, [пл.], М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков». Isoneotypus — MW (fide Губанов, 1993).

В связи с тем что тип в Ташкенте утерян, Пименов и Клюйков (1982) предложили выбрать неотип из классического местообитания.

57. *H. intermedia* M. Pimen. et Kljuykov, 1982, Бот. журн. 67, 7 : 887, рис. 8, *Д*.

Holotypus: «Kirghizia, Thian-Schan, declivum meridionale jugi Tschatkalensis, in cursu inferiore fluminis Kassansai, supra pag. Kysyltokoi in rubroarenosis, 15 VI 1976, N 654, [fr.], M. Pimenov et al.». Isotypi (2) — MW (fide Губанов, 1993).

58. *H. issykkulensis* M. Pimen. et Kljuykov, 1990, Бот. журн. 75, 1 : 92, рис. 3.

Holotypus: «Kirghizia, in declivi boreali jugi Terskei Alatau, in valle fl. Chon-Kysylsu, 14 VII 1974, N 907, [fr.], M. Pimenov, E. Kljuykov». Isotypus cum paratypo — MW (fide Губанов, 1993).

59. *H. melanorrhiza* M. Pimen. et Kljuykov, 1983, Бот. журн. 68, 10 : 1415.

Holotypus: «Бадахшан, Язгулемский хр., дол. р. Пяндж, между к. Шипад и родником Шизгу, осыпь на северном склоне, 30 VII 1981, № 1004, [пл.], М. Пименов и др.». Isotypus — MW (fide Губанов, 1993).

60. *H. viridiflora* Kljuykov, 1986, Бот. журн. 71, 9 : 1271.

Holotypus: «Kirghizia. Montes Tianschan-centralis, in declivi boreali jugi Atbaschy in vall. fl. Basch-Kaindy, h = 2400 m, 19 VII 1985, N 207, [fr.], E. Kljuykov». Isotypi (3) — MW (fide Губанов, 1993).

Исследование, представленное в данной публикации, осуществлено при финансовой поддержке Международного научного фонда (грант № NV6000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 1993. 155 с.

Клюйков Е. В. Обзор видов рода *Elaeosticta* Fenzl (*Apiaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 140—154.
Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apiaceae*). 2. Общий обзор видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 5. С. 61—68.
Коровин Е. П. Новые виды семейства зонтичных флоры Узбекистана. II // Бот. мат. (Ташкент). 1948. Вып. 12. С. 12—32.
Коровин Е. П. Род *Bunium* L. // Флора СССР. М.—Л., 1950. Т. 16. С. 396—411.
Коровин Е. П. Новые виды рода *Ferula* L. из Памиро-Алая // Нов. сист. высш. раст. 1964. С. 246—251.
Линчевский И. А. Род *Bupleurum* L. // Флора СССР. М.—Л., 1950. Т. 16. С. 275—349.
Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. Центральный Гербарий СССР. Л., 1968. 140 с.
Пименов М. Г. Род *Chaerophyllum* L. // Определитель растений Средней Азии. Л., 1983. Т. 7. С. 181—182.
Пименов М. Г. Autumnalia — новый эндемичный для Средней Азии род семейства с двумя новыми видами // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1488—1493.
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 873—889.
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Новые виды и флористические находки из семейства *Umbelliferae* (Центральный Тянь-Шань) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 89—98.
Шишкин Б. К. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. // Флора СССР. М.—Л., 1950. Т. 16. С. 1—646; 1951. Т. 17. С. 1—388.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VI 1996

SUMMARY

The first part of the list of type specimens of *Umbelliferae* taxa from Central Asia is given. The protologue, the herbarium label, category of the type and the present-day name for 60 species from 17 genera is established. The largest genera cited in the list are: *Carum* (12 species), *Ferula* (10), *Bupleurum* (9), *Aulacospermum* (5), *Bunium* (5), *Hyalolaena* (5).

УДК 581.17 : 582.734 : 581.2

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Е. В. Рахимова

ВЛИЯНИЕ МУЧНИСТО-РОСЯНОЙ ИНФЕКЦИИ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ И CO_2-ГАЗООБМЕН КЛЕТОК ЛИСТА *MALUS × DOMESTICA* (*ROSACEAE*)

E. V. RAKHIMOVA. THE EFFECT OF POWDERY MILDEW INFECTION UPON ULTRASTRUCTURE AND CO_2-GAS EXCHANGE OF CELLS OF LEAVES OF *MALUS × DOMESTICA* (*ROSACEAE*)

С помощью метода трансмиссионной электронной микроскопии изучались ультраструктурные изменения, происходящие при мучнисто-росяной инфекции (возбудитель — *Podosphaera leucotricha*) в клетках листьев восприимчивых и устойчивых сортов яблони. Показано, что внедрение патогена вызывает ответные реакции не только в клетках эпидермы, но и в мезофилле. Установлено, что результатом деградации хлоропластов является снижение величин истинного и наблюдаемого фотосинтеза.

Мучнистая роса яблони (возбудитель — *Podosphaera leucotricha* (Ell. et Ev.) Salm.) — одно из наиболее вредоносных и широко распространенных заболеваний в условиях плодовой зоны Казахстана. Типичной реакцией растений на мучнисто-росяную инфекцию является снижение их фотосинтетической активности (Шуканов и др., 1980), т. е. нарушение самой главной функции зеленых растений. Поэтому

исследование ультраструктурных особенностей взаимоотношений мучнисто-росяных грибов и растений-хозяев разной степени устойчивости крайне важно и актуально. Данные такого рода немногочисленны: информация имеется лишь по мучнистой росе злаков (Плотникова и др., 1981; Mishina et al., 1988; Sereshkina et al., 1988; Сережкина и др., 1990) и тепличных огурцов (Житникова, 1988). Исследования влияния мучнисто-росяной инфекции на ультраструктуру и CO_2-газообмен клеток листьев яблони разной степени устойчивости не проводились, и изложенные в настоящей статье данные в некоторой степени восполняют этот пробел.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали сеянцы восприимчивых (Заилийское, Ренет Бурхардта) и устойчивого (Голден Делишес) сортов яблони. Инокуляцию растений проводили водной суспензией свежесобранных конидий *P. leucotricha* с естественно зараженных деревьев. Для электронно-микроскопических исследований кусочки листьев яблони размером 1 × 5 мм фиксировали в глутаровом альдегиде и тетроксиде осмия или перманганате калия через 1, 3 и 5 сут после заражения. Материал для фиксации брали со слабым и сильным развитием мицелия *P. leucotricha*. В первом случае фиксировали кусочки листьев яблони с небольшими белыми пятнами (0.5—1 см), представляющими собой мицелий гриба с редким конидиальным спороношением. Затем, при распространении мицелия почти на всю листовую пластинку или на бóльшую ее часть, вновь проводили фиксацию. Данное состояние развития *P. leucotricha* мы квалифицировали как стадию сильного поражения хозяина. В обоих случаях отбирали листья, достигшие нормальных для данного сорта размеров. В качестве контроля использовали здоровые листья тех же сортов.

После фиксации материал обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, заливали в эпон-аралдит. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали под электронными микроскопами Джем-100Б и Хитачи-Н600. Изменение размеров хлоропластов, ядра и митохондрий подсчитывали по электронно-микроскопическим снимкам медианных срезов этих органелл. Полученные данные были обработаны статистически, с использованием способа определения среднего от произвольного начала (Удольская, 1976).

Измерение составляющих CO_2-газообмена проводили при помощи инфракрасного газоанализатора Инфралит-4 по методике О. Д. Быкова (1962).

Результаты и обсуждение

Клетки эпидермы. В здоровых достигших нормального размера листьях яблони основные клетки верхней и нижней эпидермы различаются между собой по форме. Клетки верхней эпидермы имеют форму многогранников. Наружная стенка эпидермальной клетки довольно толстая (0.70—0.85 мкм) и покрыта слоем кутикулы (0.20—0.27). Основной объем клетки занят крупной центральной вакуолью. Ядро шаровидной формы располагается у внутренней тангенциальной стенки. Содержимое цитоплазмы не отличается разнообразием: немногочисленные мелкие митохондрии, 1—2 диктиосомы, несколько коротких цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР) и единичные липидные капли. Хлоропласты редкие, мелкие, бескрахмальные. Строма их плотнее, чем цитозоль клетки. Тилакоидная система развита незначительно. Количество пластоглобул 1—3 на срез хлоропласта. Структура содержимого клеток нижней эпидермы с неправильными лопастными очертаниями сходна с таковой клеток верхней эпидермы.

При слабом развитии воздушного мицелия *P. leucotricha* ультраструктура неинфицированных эпидермальных клеток листьев восприимчивых сортов яблони почти не меняется. Количество и размеры митохондрий, цистерн ЭР и диктиосом остаются неизменными. В хлоропластах наблюдается некоторое увеличение числа пластоглобул (до 3—7 на срез хлоропласта). Инфицированные (с гаусторием) клетки эпидермы

претерпевают гораздо бóльшие изменения. В цитоплазме, окружающей гаусторий, наблюдается повышенное содержание цистерн ЭР, иногда расположенных в непосредственной близости от экстрагаусториальной мембраны. У внутренней тангенциальной стенки в более широком слое цитоплазмы встречаются неизмененные пластиды, митохондрии, ядро и короткие цистерны ЭР. Некоторые авторы (Kunoh et al., 1979) отмечали, что в цитоплазме хозяина вокруг экстрагаусториальной мембраны количество крупных липидных капель увеличивалось со временем после образования гаустория. В цитоплазме инфицированных клеток эпидермы восприимчивых сортов яблони наблюдалось отложение глобул, по плотности близких к липидным, но значительно превышающих их по размерам. Контактов гаусториев с ядром, пластидами, митохондриями и диктиосомами, подобных таковым в эпидермальных клетках ячменя, инфицированных *Erysiphe graminis* f. *hordei* (Сережкина и др., 1990), не наблюдалось.

При сильном поражении листьев восприимчивых сортов яблони в неинфицированных клетках верхней и нижней эпидермы наблюдается коагуляционный некроз, выражающийся в отхождении плазмалеммы от клеточной стенки и ее фрагментации, деградации всех органелл. Сохраняются лишь остатки хлоропластов без оболочки, идентифицируемые по плотной строме с пластоглобулами. Клетки, содержащие гаустории, полностью разрушены, идентифицировать в них органеллы невозможно. Отмирают и сами гаустории.

У устойчивого сорта (Голден Делишес) наблюдается реакция сверхчувствительности инфицированных эпидермальных клеток, в результате которой эти клетки быстро отмирают, не давая развиваться гаусториям паразита. Некрозу пораженных клеток предшествует отложение слоя электронно-плотного вещества на поверхности экстрагаусториальной мембраны. Благодаря реакции сверхчувствительности у устойчивого сорта Голден Делишес сильно пораженных (по степени развития эктофитного мицелия) листьев не наблюдается.

Клетки мезофилла. Мезофилл зрелого листа яблони состоит из палисадной и губчатой тканей, различающихся по форме клеток, но сходных по структуре их содержимого. Преобладающим компонентом цитоплазмы этих клеток являются хлоропласты, располагающиеся в один ряд друг за другом в постенном слое цитоплазмы. Хлоропласты имеют форму плосковыпуклой линзы, более плоская сторона которой обращена к оболочке клетки. Граны многочисленные, довольно крупные. Митохондрии крупнее, чем в клетках эпидермы, и более многочисленны. Диктиосомы в количестве 1—12 на срез клетки продуцируют незначительное количество пузырьков. ЭР представлен длинными и короткими цистернами. Ядро находится приблизительно в центре клетки, в ядерном «кармашке», пересекающем центральную вакуоль. Ядрышки мелкие, фибриллярные, располагаются эксцентрично.

Несмотря на то что мучнисто-росяной инфекции подвергаются только эпидермальные клетки листьев восприимчивых сортов яблони, изменения происходят и в клетках мезофилла. При этом степень и характер этих изменений варьируют от клетки к клетке. Основные нарушения структуры происходят в хлоропластах мезофилльных клеток. В них могут наблюдаться следующие изменения: нарушение формы и размеров (табл. 1, 2), смещение тилакоидной системы на одну сторону органеллы (табл. I, *а*, *б*), расширение полостей гранальных и межгранальных тилакоидов, увеличение содержания пластоглобул (табл. II, *а*), разрушение оболочки (табл. II, *б*). Хлоропласты со смещенной тилакоидной системой и расширенными полостями тилакоидов были описаны и у других растений, пораженных грибной инфекцией (Park et al., 1977; Рейтер, Юдкин, 1981; Житникова, 1988). Число хлоропластов на срез клетки иногда сокращается на четверть (табл. 1, 2). В некоторых из них отмечается увеличение размеров крахмальных зерен, что наблюдалось также на начальных этапах патогенеза пшеницы, пораженной бурой ржавчиной (Рейтер, Юдкин, 1981).

Размер ядер клеток мезофилла сохраняется прежним или слегка увеличивается по мере развития инфекции; количество и размер диктиосом и митохондрий почти

ТАБЛИЦА 1

Изменение количественных показателей хлоропластов, митохондрий и ядра клеток палисадного мезофилла листьев яблони по мере развития инфекции

Сорт	Категория листьев	Число хлоропластов на срез клетки	Размеры хлоропластов, мкм	Размеры митохондрий, мкм	Размеры ядра, мкм
Заилийское	Здоровые	10.0±1.65	4.85±1.238×1.12±0.898	0.89±0.303×0.40±0.196	5.46±1.531×2.99±0.699
	Слабопораженные	9.5±2.05	4.38±1.830×1.18±0.738	0.69±0.131×0.45±0.168	5.87±1.737×3.50±1.035
	Сильнопораженные	7.0±2.12	4.15±1.132×1.05±0.652	0.72±0.358×0.50±0.127	5.93±2.023×4.02±1.138
Ренет Бурхардта	Здоровые	9.5±1.01	4.78±1.392×1.14±0.265	0.60±0.129×0.42±0.156	4.85±1.356×3.58±1.106
	Слабопораженные	9.0±2.15	4.56±1.437×1.65±0.795	0.61±0.120×0.45±0.103	5.38±2.035×3.60±1.123
	Сильнопораженные	7.5±2.38	4.56±1.328×1.22±0.212	0.68±0.096×0.45±0.118	5.51±2.603×3.86±1.236
Голден Делишес	Здоровые	10.0±1.20	4.70±1.733×0.96±0.163	0.89±0.211×0.41±0.139	5.36±2.115×2.76±0.593
	Слабопораженные	9.5±1.98	3.83±1.687×1.10±0.971	0.55±0.198×0.45±0.146	5.90±2.115×3.68±0.961

ТАБЛИЦА 2

Изменение количественных показателей хлоропластов, митохондрий и ядра клеток губчатого мезофилла листьев яблони по мере развития инфекции

Сорт	Категория листьев	Число хлоропластов на срез клетки	Размеры хлоропластов, мкм	Размеры митохондрий, мкм	Размеры ядра, мкм
Заилийское	Здоровые	5.5±0.96	4.90±0.870×0.98±0.631	0.56±0.177×0.50±0.156	4.72±1.721×4.50±1.527
	Слабопораженные	5.5±0.61	4.90±0.740×1.28±0.960	0.61±0.130×0.48±0.108	4.672±1.866×4.61±1.627
	Сильнопораженные	5.0±0.61	4.85±0.637×1.30±0.776	0.58±0.157×0.51±0.352	4.86±1.985×4.78±1.833
Ренет Бурхардта	Здоровые	5.5±0.98	4.95±0.726×0.97±0.598	0.81±0.135×0.48±0.112	4.00±1.230×3.99±1.356
	Слабопораженные	5.0±0.87	4.85±0.538×0.99±0.618	0.86±0.135×0.50±0.160	4.28±1.336×4.03±1.275
	Сильнопораженные	4.5±0.52	4.81±0.612×1.03±0.902	0.80±0.129×0.48±0.115	4.35±1.507×4.03±1.129
Голден Делишес	Здоровые	5.2±1.35	4.87±1.250×1.05±0.538	0.58±0.255×0.82±0.416	4.98±2.250×4.60±2.650
	Слабопораженные	5.0±1.64	4.56±1.080×1.18±0.631	0.60±0.285×0.82±0.396	4.90±2.450×4.61±2.116

ТАБЛИЦА 3

Составляющие CO_2-газообмена у листьев яблони при различной степени поражения мучнистой росой (мг CO_2/дм^2 · ч)

Сорт	Категория листьев	Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза	Интенсивность истинного фотосинтеза	Скорость выделения CO_2 на свету	Интенсивность дыхания в темноте
Заилийское	Здоровые	5.4	5.7	0.3	0.46
	Слабопораженные	3.5	4.1	0.6	0.78
	Сильнопораженные	2.2	3.8	1.6	0.90
Ренет Бурхардта	Здоровые	4.95	5.6	0.65	0.48
	Сильнопораженные	2.9	4.8	1.9	0.98
Голден Делишес	Здоровые	5.6	5.85	0.57	0.58

не меняются (табл. 1, 2). В то же время в клетках лимона первые изменения под влиянием токсинов гриба *Alternaria alternata* наблюдаются именно в митохондриях (Kohmoto et al., 1984).

Нарушение структуры хлоропластов клеток мезофилла восприимчивых растений сопровождается снижением интенсивности фотосинтеза и резким увеличением темпа выделения углекислоты на свету (табл. 3). Значительно возрастает темновое дыхание. Все это приводит к существенному ухудшению углеродного баланса растений: почти половина ассимилированного при фотосинтезе углерода тратится на темновое и световое дыхание.

Большинство клеток мезофилла листьев устойчивых сортов яблони сохраняют нормальную ультраструктуру при поражении *Podosphaera leucotricha*. Лишь некоторые из контактирующих с некротическими эпидермальными клетками отмирают.

Таким образом, у устойчивых сортов яблони структурные изменения затрагивают лишь инфицированные клетки эпидермы и в редких случаях — контактирующие с ними клетки мезофилла. При поражении восприимчивых сортов изменения проявляются в большей степени в мезофилльных клетках независимо от удаленности последних от инфицированных клеток. Для восприимчивых сортов яблони характерна неравномерность ультраструктурных изменений, протекающих в соседних клетках мезофилла, отмеченная также для других растений, пораженных грибами (Coffey et al., 1972; Юдкин, 1976; Плотникова, 1986; Житникова, 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков О. Д. К анализу кинетики газообмена растений на свету (теория вопроса) // Физиол. раст. 1962. Т. 9. Вып. 3. С. 325—331.

Житникова И. П. Ультраструктура *Sphaerotheca fuliginea* f. *cucumidis* и *Erysiphe communis* f. *betae* и их взаимоотношения с растением-хозяином: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1988. 18 с.

Плотникова Л. Я. Особенности развития возбудителя бурой ржавчины пшеницы при разных условиях совместимости патогена и хозяина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1986. 16 с.

Плотникова Ю. М., Сережкина Г. В., Андреев Л. Н. Реакция разных по устойчивости линий пшеницы сорта Маркиз на внедрение гриба *Puccinia graminis tritici* // Общая биология. 1981. Т. 18. № 4. С. 519—527.

Рейтер Б. Г., Юдкин Л. Ю. Ультраструктура хлоропластов пшеницы при поражении бурой ржавчиной // С.-хоз. биология. 1981. Т. 16. № 1. С. 87—91.

Сережкина Г. В., Андреев Л. Н., Мишина Г. Н. Ультраструктура эпидермальных клеток ячменя, пораженных *Erysiphe graminis hordei* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 2. С. 294—301.

Удольская Н. Л. Введение в биометрию. Алма-Ата, 1976. 198 с.
Шуканов А. С., Лемеза Н. А., Гулевич А. П. Изменение содержания пигментов и фотохимической активности хлоропластов в растениях флоксов, пораженных мучнистой росой // Микол. и фитопат. 1980. Т. 14. № 2. С. 117—122.
Юдкин Л. Ю. Микроскопическое и субмикроскопическое изучение строения и развития возбудителя бурой ржавчины пшеницы и его влияние на ультраструктуру клеток листа растения-хозяина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 24 с.
Coffey M., Palevitz B., Allen P. The fine structure of two rust fungi, *Puccinia helianthi* and *Melampsora lini* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 231—240.
Kohmoto K., Kondoh J., Kohguchi T., Otani H., Nishimura S. Ultrastructural changes in host leaf cells caused by host-selective toxin of *Alternaria alternata* from rough lemon // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. P. 2485—2492.
Kunoh H., Kohno M., Tashiro S., Ishizaki H. Studies of the powdery mildew, *Leveillula taurica*, on green pepper. II. Light and electron microscopic observations of the infection process // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 22. P. 2501—2508.
Mishina G. N., Andreev L. N., Vizarova G., Talieva M. N., Sereshkina G. V. The effect of exogenous cytokinins upon interaction of host plants and powdery mildew // Pathologicka fyziologia rastlin (Zborn. referatov). Bratislava, 1988. P. 177.
Park P., Tsuda M., Hajashi J., Ueno T. Effect of a host-specific toxin (AM-toxin I) produced by *Alternaria mali*, an apple pathogen, on the ultrastructure of plasma membrane of cells in apple and Japanese pear leaves // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. 18. P. 2383—2393.
Sereshkina G. V., Andreev L. N., Mishina G. N., Paulech C. Cytophysiological peculiarities of the powdery mildew under compatible and incompatible combinations of the parasite and the host plant // Pathologicka fyziologia rastlin (Zborn. referatov). Bratislava, 1988. P. 103.

Институт ботаники и фитоинтродукции
Национальной Академии наук
Республики Казахстан
Алма-Ата

Получено 23 XI 1995

SUMMARY

Ultrastructural changes occurring because of powdery mildew infection (*Podosphaera leucotricha*) in leaf cells of resistant and susceptible apple-tree cultivars infected with *Podosphaera leucotricha* were studied with use of TEM technique. As it was shown, in susceptible cultivars infection caused the response reactions in cells of both epidermis and mesophyll. Destruction of chloroplasts resulted in the decrease of the real and apparent photosynthesis.

УДК 581.9.(571.56)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Е. Д. Лапшина, Е. Я. Мульдияров

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОСЕЛКА ДЕПУТАТСКИЙ (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

E. D. LAPSHINA, E. YA. MULDIYAROV. THE VASCULAR FLORA THE VICINITIES OF THE DEPUTATSKY SETTLEMENT (NORTHERN YAKUTIA)

Приведены 329 видов и подвидов сосудистых растений, встреченных в окр. пос. Депутатский (зона предтундровых редколесий, южная оконечность горной системы хребта Полоусного в центральной части главного водораздела между реками Яна и Индигирка), а также данные о характере распространения и фитоценотической роли видов. Проанализированы особенности состава локальной флоры, обсуждаются возможные причины ее относительного богатства.

Флора низкогорных и среднегорных районов междуречных пространств Яны, Индигирки, Колымы в зоне предтундровых редколесий до последнего времени

остается слабо изученной, в связи с чем новые сведения о нахождении и распространении видов в этих районах представляют большой научный и практический интерес.

В настоящей статье приводится список видов сосудистых растений, собранных авторами при обследовании флоры и растительного покрова летом 1993 г. в окр. пос. Депутатский — административного центра Усть-Янского района Республики Саха. Природные условия района подробно охарактеризованы в предыдущей публикации (Лапшина, Мульдияров, 1997), где дается достаточно полное описание основных типов растительности, определяющих ландшафтный облик района.

В результате маршрутного обследования территории в радиусе около 10 км вокруг пос. Депутатского было собрано более 1000 листов гербария, сделано около 120 геоботанических описаний с выявлением на каждом из описываемых участков площадью 25—100 м² полного списка видов. Все гербарные материалы обработаны Е. Д. Лапшиной, отдельные определения и уточнения выполнены монографами И. И. Гуреевой (папоротники), М. В. Олоновой (*Poa*), Т. В. Егоровой (*Carex*). Н. В. Власовой (*Stellaria*, *Cerastium*), Н. К. Ковтонюк (*Gastrolychnis*, *Luzula*), В. В. Петровским (*Eritrichium*, *Papaver*), Г. А. Пешковой (*Papaver*), О. Д. Никифоровой (*Draba*), В. И. Курбацким (*Potentilla*, *Astragalus*), Б. А. Юрцевым (*Oxytropis*. *Salix* и др.), С. Н. Выдриной (*Pedicularis*), О. В. Ребристой (*Castilleja*), Н. Н. Цвелевым (*Festuca*, *Taraxacum*); постоянную помощь в определении и обсуждении материалов оказывали А. И. Пяк, А. Л. Эбель. Авторы выражают им искреннюю благодарность и признательность. Сборы хранятся в гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) Томского университета.

Всего в окр. пос. Депутатский было зарегистрировано 329 видов, 3 из которых (*Thlaspi arvense*, *Lappula squarrosa*, *Armoracia sisymbrioides*) несомненно заносные. Таким образом, в природной флоре района к настоящему времени выявлено 326 видов. Далее приведены краткие сведения о характере произрастания каждого вида на обследованной территории, участии его в сложении растительного покрова и роли в растительных сообществах. Названия видов даны в соответствии с «Флорой Сибири» (1988—1994) и сводкой С. К. Черепанова (1981).

Встречаемость видов оценивалась на основании визуальных наблюдений и фитоценотических таблиц основных ландшафтообразующих типов растительности и выражается одной из следующих категорий: редко — обнаружен 1—2 раза (частота встречаемости Н < 10 %); изредка — отмечен несколько раз, во многих подходящих экотопах отсутствует (Н — 11—20); нередко — встречается спорадически на большей части территории или более или менее регулярно в подходящих фитоценозах (Н — 21—60); обычно — встречается часто во многих типах фитоценозов на всей территории или с высоким постоянством в определенных, характерных для данного района типах местообитаний и растительных сообществ (Н > 60 %); вопросительный знак (?) означает недостаточность сведений для точной оценки встречаемости вида.

Основные группы типов растительных сообществ и местообитаний обозначены римскими цифрами.

I — щебнисто-лишайниковые, кустарничково-травяно-дриадовые (*а*) и дриадово-разнотравные (*б*) горные тундры на высоте 500—800 (900) м над ур. м.

II — ивково-разнотравно-зеленомошные, кустарничково-разнотравно-зеленомошные, кассиопейно-зеленомошные сообщества и нивальные луговины, обильно питаемые талыми почвенными и снеговыми водами (в том же высотном поясе).

III — кустарничково-осоково-пушицевые и осоково-пушицевые лишайниково-моховые тундры (*а*) и заболоченные кустарничково-пушицево-сфагновые лиственничные редколесья (*б*) по пологим склонам гор (450—600 м над ур. м.), делювиальным шлейфам и высоким речным террасам (350—400 м над ур. м.).

IV — курумники и каменистые россыпи по всему профилю горных тундр (*а*) и подгольцовых редколесий (*б*).

V — подгольцовые кустарничково-зеленомошные и кустарничково-зеленомошно-сфагновые лиственничные редколесья с фрагментами северотаежных лесов и заросли

ольховника по крутым склонам в основании гор и горным распадкам до высоты 400—450 м над ур. м.

VI — кустарничково-травяно-лишайниковые и кустарничково-зеленомошно-лишайниковые подгольцовые редколесья сухих дренированных склонов и низких плоских вершин.

VII — кустарничково-сфагновые, пушицево-осоково-сфагновые (*а*) и пушицево-осоковые (*б*) сообщества торфяных болот низких речных террас.

VIII — прирусловые леса, приречные кустарниковые заросли и луговины (*а*), ивовые заросли вдоль ручьев в поясе горных тундр (*б*).

IX — лугово-степные группировки южных склонов речных долин (*а*), береговые обрывы (*б*).

X — пионерные группировки (*а*) и слабо закустаренные сомкнутые травянистые сообщества (*б*) песчано-галечных наносов и галечников.

XI — водная (специально не изучалась) и прибрежно-водная растительность мелких естественных (*а*) и антропогенных (*б*) водоемов.

XII — растительные группировки рудеральных (*а*) и техногенно нарушенных (*б*) местообитаний.

Фитоценотическая роль видов в растительных сообществах указана в баллах (цифры в скобках): 5 — доминанты фитоценотических ярусов (проективное покрытие более 50 %), 4 — содоминанты (26—50), 3 — виды, играющие заметную роль в составе растительных сообществ (6—25), 2 — встречаются рассеянно или небольшими группами (1—5), 1 — встречаются единично (< 1 %).

Дробью показана принадлежность каждого таксона к определенной долготной (числитель) и широтной (знаменатель) географической группе. Географические группы выделены в основном в соответствии с ранее предложенными схемами (Юрцев, 1968; Петровский, Королева, 1979 и др.) с учетом новых данных о распространении видов (Флора Сибири, 1988—1994). Приняты следующие обозначения.

Долготные группы: 1 — виды циркумполярные и почти циркумполярные; 2 — евразиатские; 3 — сибирские (включая Урал); 4 — восточносибирские (от Енисея до Чукотки и Дальнего Востока включительно); 5 — восточносибирско-американские; 6 — сибирско-американские.

Широтные группы: 1 — виды арктические, включая заходящие в субарктические высокогорья; 2 — арктоальпийские: 2_1 — в Арктике и гольцах Забайкалья; 2_2 — там же и более южных горах Сибири; 3 — гипоарктические (преимущественно гипоарктического пояса, южнее только по торфяным болотам; высоко в горы не поднимаются); 4 — гипоарктомонтанные (произрастают в различных поясах гор, включая высокогорья, и гипоарктическом ботанико-географическом поясе); 5 — бореальные (преимущественно таежной зоны, в том числе далеко проникающие в Субарктику, выделяемые иногда как арктобореальные); 6 — степные (типичны для степной зоны, хотя по благоприятным местообитаниям могут заходить далеко на север).

Woodsia glabella R. Br.	редко V(1); 1/4
Cystopteris dickieana R. Sim	изредка IV(1); 1/4
Dryopteris fragrans (L.) Schott	обычно IV*б*(1—4); 1/4
Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz.	редко V(2); 1/5
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	изредка X(2, 3); 1/3
E. fluviatile L.	редко X*а*(5); 1/5
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	изредка VII*а*(1), X(1, 2); 1/4
Lycopodium dubium Zoega	изредка V(1, 2); 1/4
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	изредка I, II(1, 2); $2/2_1$
Selaginella rupestris (L.) Spring	нередко I, II(2, 3); 5/4
Larix cajanderi Mayr	обычно III*б*(2), V, VI, VII*а*(1), VIII*а*(2—4); 4/5
Sparganium hyperboreum Laest. ex Beurl.	обычно XI(2—5); 1/3
Hierochloe alpina (Sw.) Roem. et Schult.	обычно I, II, VI, VIII*а*, IX*б*, X*б*(1, 2); $1/2_2$
Alopecurus aequalis Sobol.	изредка? XI*а*, XII*б*(1, 2); 1/5
A. alpinus Smith	изредка VIII*а*, X*б*(1, 2); 1/1

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal.	нередко III*б*, VIII*a*(1—3); 6/4
A. arundinacea × *A. latifolia*	обычно III, V, VII*a*(1)
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	нередко II(1, 2); $1/2_2$
Agrostis anadyrensis Socz.	обычно VIII*a*(1—4), X(1, 2); 5/3
Calamagrostis holmii Lange	изредка III*б*, VII*a*(1, 2); 6/1
C. langasdorffii (Link) Trin.	изредка VIII*a*(2—5); 1/5
C. lapponica (Wahl.) Hartm.	нередко III*б*, VII*a*(1); 1/4
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	редко III*б*, VII*a*(1); 1/5
C. tenuis V. Vassil.	нередко VIII*a*(2—5); 4/5
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	нередко X*a*(1, 2); 1/1
D. glauca Hartm.	редко X*a*, XI*a*(1); 1/1
Trisetum agrostideum (Laest.) Fries	редко V, VIII*a*(2); $2/2_2$
T. molle (Michaux.) Kunth	обычно VIII(1, 2), X(2—4); 5/4
T. spicatum (L.) K. Richt.	изредка I*б*(1—3); 1/1
T. sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev.	нередко X*б*(1); 1/1
Avenula dahurica (Kom.) Holub	нередко X*б*(1, 2); 4/5
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	обычно XI, XII(2—4); 1/5
Koeleria asiatica Domin	редко I*б*(2); 6/1
Poa abbreviata R. Br.	редко? II, IV*a*(2); 1/1
P. alpigena (Blytt) Lindm.	нередко VIII*a*, X*б*(1—3); $1/2_2$
P. arctica R. Br. var. *arctica*	обычно I, II, VI, X*б*(1, 2); $1/2_2$
P. arctica var. *viviparum* Hook.	редко V(2); 1/1
P. attenuata Trin.	изредка IX(2—4); 3/6
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Roshev.	изредка VIII*a*(1); 3/6
P. glauca Vahl	обычно I, IV*a*, IX*a*(1, 2); $1/2_2$
P. pratensis L.	нередко VIII*a*, XII(1—3); 1/5
P. sibirica Roshev.	изредка I*б*, II(1, 2); 2/5
P. sublanata Reverd.	нередко VIII*a*, X*a*(2, 3); 6/3
P. tolmatchewii Roshev.	изредка X*a*, XII*б*(1—3); $2/2_2$
Hyalopoa lanatiflora (Roshev.) Tzvel.	нередко II, IV*a*, X(1—3); 4/4
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	изредка XI(3—5); 1/3
Puccinellia borealis Swall.	обычно X*a*, XII(1—5); 5/1
P. interior Sorens.	обычно XII(1—5); 5/5
Festuca brachyphylla Schult. et Schult.	обычно I, II, IV—VI, VIII—X(1—3); $1/2_2$
F. lenensis Drob.	нередко I*a*(1—3); 6/6
F. rubra L. subsp. *rubra*	обычно VIII*a*(1—3); 1/5
F. rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	изредка X(2); $1/2_2$
Bromopsis sibirica (Drob.) Peschkova	нередко VIII*a*, IX(1—3); 4/5
B. taimyrensis (Roshev.) Peschkova	обычно VIII*a*—X*б*(1, 2); 4/3
Elymus confusus (Roshev.) Tzvel.	редко? XII*б*(2); 4/5
E. jacutensis (Drob.) Tzvel.	обычно X*a*, XII(1—5); 6/5
E. kronokensis (Kom.) Tzvel. var. *scandica* (Nevski) Tzvel.	обычно VIII*a*, X(1, 2); 1/4
E. pubiflorus (Roshev.) Peschkova	нередко X*a*, XII*б*(1, 2); 4/5
E. macrourus (Turcz.) Tzvel.	изредка XIII*a*, X(2); 6/5
E. mutabilis (Drob.) Tzvel.	редко? XII*a*(2); 1/4
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	обычно VIII, X(2—4); 4/4
Hordeum jubatum L.	редко XII(2—4); 5/3
Eriophorum medium Anderss.	изредка VII*a*(1—3); 1/3
E. polystachion L. subsp. *polystachion*	обычно VII(1—5); 1/4
E. polystachion subsp. *triste* (Fries) Hult.	изредка VII*a*(2); 1/1
E. russeolum Fries	обычно VII*a*(1—3); 1/3
E. scheuchzeri Hoppe	обычно X*a*(1—3), XI—XII(2—5); $1/2_2$
E. vaginatum L.	обычно III(4, 5), VII(1, 2); 1/3
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol	обычно I(1—3); $1/2_2$
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.	изредка I*б*(1—3); $6/2_2$
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	обычно II(1—3), III*a*(2—4); $3/2_1$
C. chordorrhiza Ehrh.	изредка VII*a*(2); 1/5
C. concolor R. Br. (=*C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.)	обычно VII(1—5); $1/2_1$
C. ensifolia Turcz. ex V. Krecz.	нередко IV*б*, V, VI(1—3); $3/2_2$
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	обычно X*a*(2—5); 6/4
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	нередко I*б*, II(1, 2); $1/1_2$
C. fuscidula × *C. ledebouriana*	изредка I*a*(1, 2)
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.	нередко I(1, 2); $3/2_2$
C. heleonastes Ehrh.	редко VII*a*(1); 1/5
C. media R. Br.	редко? X*a*(1); 1/4
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	изредка I, II(1, 2); $6/2_2$

Carex misandra R. Br.	обычно I, II(1—3); $1/2_1$
C. norvegica Retz.	изредка V, X*a*(1); $2/2_2$
C. podocarpa R. Br.	обычно I, II(1, 2); $5/2_1$
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	нередко VII*a*(2—4); 1/1
C. rigidioides Gorodk.	изредка V, VI(1, 2); 4/4
C. rostrata Stokes	редко VII*a*, XI*б*(5); 1/5
C. rotundata Wahlenb.	нередко III*б*, VII(12); $1/2_1$
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	обычно VIII, XI(1—4); 6/4
C. tenuiflora Wahlenb.	изредка VII*a*(1); 1/5
C. vaginata Tausch	обычно V, VI(1, 2); 1/4
Juncus biglumis L.	изредка II, V(1); $1/2_2$
J. castaneus Smith. subsp. *castaneus*	обычно II, X*a*, XI, XII*б*(1—4); 1/4
J. castaneus subsp. *leucochlamys* Zing. ex V. Krecz.	изредка VIII*a*(2), XI*a*; 5/3
Luzula confusa Lindb.	обычно I, II(1, 2); изредка III—VI, X*б*(1); $1/2_2$
L. nivalis (Laest.) Spreng.	обычно II(1, 2); нередко I, III, X*б*(1); $1/2_2$
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	изредка VIII(1, 2); 6/5
L. sibirica V. Krecz.	обычно VIII, X(1—3), XII*б*(1—5); $3/2_2$
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	нередко I*б*, II(1, 2); 3/1
L. wahlenbergii Rupr.	нередко X(1, 2); обычно XII (2—5); $1/2_1$
Tofieldia coccinea Richards.	обычно II, III, V, VI(1, 2); $6/2_2$
Veratrum oxysepalum Turcz.	нередко VIII*a*, IX*б*(1—3); 5/4
Allium strictum Schrad.	изредка IX*a*(2); 2/6
Lloydia serotina (L.) Reichnb.	редко? IV*a*(1); $1/2_2$
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	обычно VIII(2—4); 4/5
Salix alaxensis Cov.	нередко VIII(1—3); 5/4
S. arctica Pall.	изредка II(2—4); $1/2_2$
S. boganidensis Trautv.	нередко VIII, V(1—4); 4/3
S. fuscescens Anderss.	нередко VI, VII(1—3); 5/4
S. glauca L.	обычно II, III, VI—VIII(1—3); 1/4
S. hastata L.	обычно VIII*a*, X*б*(1—4); 2/4
S. krylovii E. Wolf	обычно VIII(2—5); 3/4
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	изредка II(1, 2); обычно VIII*б*(5); 5/3
S. myrtilloides L. subsp. *myrtilloides*	изредка VII*a*(1, 2); 2/5
S. myrtilloides subsp. *ustnerensis* N. Bolschakov	нередко VII(1—3); 4/4
S. polaris Wahlenb.	обычно II(1—4); $1/2_2$
S. pulchra Cham.	обычно II, III(1—4); нередко V—VIII, X*б*(1, 2); 6/4
S. recurvigemmis A. Skvorts.	изредка I(1, 2); $3/2_2$
S. reticulata L.	обычно I*б*, II(1—4); изредка III*a*(1, 2); $1/2_2$
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	обычно II(1—3), VIII*a*(2—4); 5/4
S. sphenophylla A. Skvorts.	обычно I, II(1—3); $4/2_1$
S. schwerinii E. Wolf	изредка VIII*a*(1, 2); 4/5
S. tschuktschorum A. Skvorts.	обычно I(1—5), IV*a*(1—4); 4/4
S. udensis Trautv. et Mey.	обычно VIII*a*(1—3); 4/5
B. nana L. subsp. *exilis* (Sukacz.) Hult.	обычно II, III, V, VI(1—3), VII, VIII(1—5); 4/4
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	нередко V(3—5); изредка VIII*a*, X*б*(1, 2); 3/5
Oxyria digyna (L.) Hill	нередко II(1—3); $1/2_2$
Bistorta elliptica (Willd. ex Spreng.) Kom.	обычно I*б*—III(1—3); $1/2_2$
B. vivipara (L.) S. F. Gray	обычно I, II(1, 2); $1/2_2$
Aconogonon ocreatum (L.) Hara var. *riparium* (Georgi) Tzvel.	нередко X*a*, XII*б*(1); 2/4
A. tripterocarpum (A. Gray) Hara	обычно III*б*, V, VI(1, 2); 4/4
Polygonum humifusum Merk ex C. Koch	обычно? X*a*, XII(2—5); 1/3
Chenopodium album L.	изредка XII*a*(2—4); 1/5
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	обычно I—III*a*; нередко III*б*, V, VI(1, 2); 5/1
C. arctica Adams	изредка I(1); 4/1
Stellaria ciliatosepala Trautv.	обычно II(1, 2); нередко V, VIII, X*б*(1, 2); 4/3
S. crassifolia Ehrh.	обычно X*a*(2—5); 1/5

Stellaria edwardsii R. Br.	изредка I, II; нередко X*a*(1—3); 1/1
S. fischeriana Ser.	изредка X*a*(1—3); 4/3
S. longifolia Muehl. ex Willd.	редко VII*a*(1), XII*a*; 1/5
S. peduncularis Bunge	редко? VIII*a*(1); 3/4
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	нередко I(1); 6/3
C. jenisejense Hult.	редко VIII*a*(2); 6/4
C. maximum L.	изредка VIII*a*(2); 6/5
C. regelii Ostenf.	нередко X*a*(1—3); 1/1
Sagina intermedia Fenzl	редко? XII*б*(2); 1/1
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	обычно I, II(1, 2); $6/2_2$
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	нередко I, II(1, 2): $6/2_2$
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	обычно I, VI(1, 2), XII*б*(2—4); $1/2_1$
M. verna (L.) Hiern	изредка I*б*, VIII*a*(1, 2); 2/4
Eremogone formosa (Fisch. ex Ser.) Fenzl	нередко I(1, 2); $3/2_2$
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	редко? VIII*a*(2); 1/5
Silene stenophylla Ledeb.	нередко I(1, 2); $5/2_1$
Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	обычно I, II(1, 2); 5/3
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	нередко I, II(1); $1/2_2$
G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve	редко IX*б*(2); 6/1
Dianthus repens Willd.	нередко IX*a*(2, 3); 1/4
Caltha palustris L. s. l.	изредка VIII*a*, XI(2, 3); 1/5
Delphinium chamissonis G. Pritz. et Walp.	редко IV*a*(2); 5/1
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub	обычно I, II(1, 2); $6/2_2$
Pulsatilla davurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	изредка X*a*(1—3), XII*б*(1); 4/4
P. multifida (G. Pritz.) Juz.	редко IX*a*(2, 3); 2/6
Ranunculus affinis R. Br.	изредка I(2), VIII*a*(1, 2); $1/2_2$
R. borealis Trautv.	обычно V, VIII, X(1—3); 2/5
R. gmelinii DC.	обычно XI(3—5); 1/5
R. grayi Britt.	изредка IX*a*(1); $5/2_1$
R. hyperboreus Rottb.	редко XI*a*(5); 1/1
R. jacuticus Ovcz.	изредка VIII*б*(1, 2); 4/3
R. lapponicus L.	нередко III*б*, V, VIII(2); 1/5
R. nivalis L.	изредка II, III*б*(2—4); 1/1
R. pygmaeus Wahlenb.	редко I(1); $1/2_1$
R. sceleratus L.	редко XII*a*(2); 1/5
Thalictrum alpinum L.	изредка I*б*, II(1, 2); $1/2_2$
Papaver czekanowskii Tolm.	нередко I, X*б*(1—3); 4/1
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.	нередко I—II, IV(1, 2); обычно X, XII*б*(1—4); 4/1
P. nivale Tolm.	редко II(1); 4/4
P. variegatum Tolm.	редко? V(1); 4/1
Corydalis arctica M. Pop.	нередко II, V(2); 5/1
Eutrema edwardsii R. Br.	изредка II(1—2); $1/2_2$
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch.	изредка IX, XII*б*(1); 4/3
Descurania sophioides (Fisch.) O. E. Schulz	обычно XII(1—5); 6/3
Gorodkovia jacutica Botsch. ex Karav.	изредка IV*a*(1), IX*б*(2—4); 4/4
Erysimum cheiranthoides L.	редко XII(2); 1/5
E. pallasii (Pursh) Fern.	нередко IX*a*(2—4), VI(1, 2); 1/1
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag.	обычно XII(2—5); 5/5
R. palustris (L.) Bess.	обычно X, XII(1—5); 1/5
**Armoracia sisymbrioides* (DC.) Cajand.	редко XII*a*(1)
Cardamine bellidifolia L.	обычно I—III, IV—V(1); $1/2_2$
C. dentata Schult.	изредка VIII, X*a*(1); 1/5
C. trifida (Poir.) B. M. G. Jones	изредка II(2); 2/5
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit.	изредка VIII*a*(1); обычно X*a*(1—3); 2/4
Isatis jacutensis (N. Busch) N. Busch	редко XII*a*(1); 4/5
Neuroloma nudicaule (L.) DC.	обычно I, II(1—3); $6/2_2$
Draba alpina L.	нередко II(2); $1/2_2$
D. cana Rydb.	редко VIII(1); 1/4
D. fladnizensis Wulf.	обычно I(1, 2), IV*a*(1); $1/2_2$
D. hirta L.	нередко I, VIII*a*, X*б*(1, 2); 1/4
D. juvenilis Kom.	изредка VIII(1); 4/3
D. lactea Adams	редко? V(2); 1/1
D. lonchocarpa Rydb.	обычно I(1—4); 5/4
D. nemorosa L. var. *leiocarpa* Lindbl.	редко XII*a*(2); 1/5

Draba nivalis Liljebl.	изредка I, IV*a*(1); 1/1
D. oblongata R. Br.	изредка II(1, 2); 1/1
D. parvisiliquosa Tolm.	нередко I, IV*б*(1), IX*a*(1—3); 4/1
D. pilosa DC.	изредка I, II(1, 2); 5/1
**Thlaspi arvense* L.	редко XII(1)
Rhodiola borealis Boriss.	изредка I, IV*a*(1); 4/4
Saxifraga cernua L.	обычно I, II, VIII, X*a*(1, 2); $1/2_2$
S. flagellaris Willd. ex Sternb. subsp. *setigera* (Pursh) Tolm.	изредка I, II(1, 2); $5/2_2$
S. foliolosa R. Br.	изредка X*a*(2); $1/2_2$
S. funstonii (Small) Fedde	обычно I, IV(1—4); 5/4
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	нередко I, II(1); $1/2_2$
S. hirculus L.	нередко I*б*, II(1, 2); $1/2_2$
S. hyperborea R. Br.	изредка I, IV(1); $1/2_1$
S. nelsoniana D. Don.	обычно I*б*—III*a*(1, 2); 6/1
S. nivalis L.	обычно I, IV(1); $1/2_2$
S. punctata L.	изредка XII*б*(3—5); 4/4
S. radiata Small	изредка II(1), XII*б*(1—3); $6/2_1$
S. redofskyi Adams	нередко III(1), XII*б*(1—3); 4/1
S. spinulosa Adams	изредка II, IX(1—3); 3/4
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	редко IV*a*(1); $1/2_2$
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult.	нередко II, VIII*a*(2); 3/4
Parnassia palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.	изредка X*б*(1); 1/4
Ribes triste Pall.	обычно IV*б*, V, VIII*a*(1—3); 5/4
Rubus arcticus L.	редко VIII*a*(1, 2); 1/3
R. chamaemorus L.	обычно III*б*, V, VIII*a*(2—4); 1/3
Comarum palustre L.	редко XI*б*(5); 1/5
Potentilla elegans Cham. et Schlecht.	редко I(1); $5/2_2$
P. nivea L.	обычно I, II, IV*a*(1—3); $1/2_2$
P. stipularis L.	изредка VIII*a*, IX*a*, XII*a*(1, 2); 6/4
P. uniflora Ledeb.	нередко I(1, 2); 4/1
Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle	нередко I, II(1, 2); $6/2_1$
Dryas grandis Juz.	обычно X*б*(2—5); 4/4
D. incisa Juz.	изредка? I*б*, II(1, 2); $1/2_2$
D. punctata Juz.	обычно I, II(2—5); нередко III*a*, VI, X*б*(1, 2); $1/2_2$
Sanguisorba officinalis L.	редко VIII*a*(1); 2/5
Rosa acicularis Lindl.	нередко V, VIII*a*(1), IX(2—4); 1/5
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	нередко VIII*a*, V, X*б*(1, 2); 1/1
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult.	нередко VIII*a*(1—3); 4/3
A. schelichovii Turcz.	обычно VIII*a*, X*a*, XII*б*(2—5); 4/3
A. tugarinovii Basil.	нередко I, VI(1, 2); 5/4
A. umbellatus Bunge	обычно II(1—3); изредка I, III*a*(1); $6/2_1$
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. subsp. *janensis* Jurtz.	обычно X(1—3); 4/4
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *subarctica* Jurtz.	обычно I, нередко VI, VIII*a*, X(1, 2); 4/4
O. mertensiana Turcz.	редко III*a*(1); 6/1
O. middendorffii Trautv. subsp. *submiddendorffii* Jurtz.	обычно I, II(1—3); 4/1
O. nigrescens (Pall.) Fisch.	нередко I(1, 2); 4/1
O. vassilczenkoi Jurtz. subsp. *stepposa* Jurtz.	редко IX*a*(1); 4/3
O. vasskovskyi Jurtz.	нередко I, II, X*a*(1, 2); 4/4
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	обычно I—III*a*, V, VI(1—4); 2/4
H. branthii Trautv. et Mey.	нередко? VIII*a*(2—4); 4/4
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	обычно I—VII*a*, VIII*a*(1—3); 3/4
Viola biflora L.	редко? V(2); 2/4
Chamerion angustifolium (L.) Holub	редко XII(2); 1/5
C. latifolium (L.) Holub	обычно VIII*a*, IX, X, XII*б*(1—4); 6/4
Epilobium palustre L.	нередко X*a*, XII*б*(1—3); 1/5
Hippuris lanceolata Retz.	нередко XI(1—4); 1/3
Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedsch.	изредка VIII*a*(1, 2); 3/5
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.	нередко I, IV*a*, X(1); 3/4
Pyrola grandiflora Radius	изредка II(1, 2); 1/3
P. rotundifolia L. s. l.	нередко III, V, VI, VIII*a*, X*б*(1, 2); 1/5

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	обычно II, III, V, VIII*a*(1, 2); 6/5
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	обычно II, III, V—VII*a*(2—4); 6/4
L. palustre L.	нередко V—VII*a*(1—3); 2/5
Rhododendron parvifolium Adams	нередко I—III*a*, V(1—3); 4/4
Cassiope tetragona (L.) D. Don.	обычно II(2—5), III*a*, V(1, 2); $1/2_2$
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.	изредка III, VII*a*(1, 2); 1/4
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench.	изредка VII*a*(1, 2); 1/5
Arctous alpina (L.) Nieden.	обычно I—III, IV*б*, V—VI(1—3); 1/4
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	обычно I—III, V—VII(1—4); 1/4
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	обычно III, V—VII(1—4); 1/4
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	изредка III*б*, V, VII*a*(1, 2); 1/5
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.	обычно I(1, 2); $6/2_2$
A. gorodkovii Ovcz. et Karav.	нередко I(1, 2); 4/4
A. septentrionalis L.	изредка IX*a*(1, 2); 1/6
Gentiana algida Pall.	редко? I*б*(1); $6/2_2$
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	нередко II, VIII*a*, X*б*(1, 2); $1/2_2$
Menyanthes trifoliata L.	редко XI*б*(5); 1/5
Polemonium boreale Adams	обычно VIII(2—4); изредка V—VI(1, 2); 1/4
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	нередко I*б*, II(1—4); $1/2_2$
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. s. l.	обычно I(1, 2); 4/4
**Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort.	редко XII(2, 3)
Lagotis minor (Willd.) Standl.	обычно I*б*, II(1, 2); 6/4
Castilleja yukonis Pennel	нередко I*б*, II, X*б*(1—3); 5/4
C. pallida (L.) Spreng. s. l.	изредка X*б*(1, 2); 3/5
Pedicularis alopecuroides Stev. ex Spreng.	обычно I, II(1); $4/2_1$
P. amoena Adams ex Stev.	нередко I, II(1, 2); $3/2_2$
P. capitata Adams	обычно I—III*a*, V, VI(1, 2); $5/2_1$
P. hirsuta L.	нередко I—III*a*(1); 1/1
P. labradorica Wirsing.	обычно III*a*(1, 2); изредка II, IV, V(1); 6/4
P. lapponica L.	обычно III, V—VIII*a*(1, 2); 1/4
P. oederi Vahl	обычно I*б*, II, X*б*(1, 2); $1/2_2$
P. sceptrum-carolinum L.	нередко X*б*(1—3); 2/5
P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky	нередко III*a*, VIII*a*(1, 2); $4/2_1$
P. verticillata L.	нередко VIII*a*(2—4); $1/2_2$
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	редко V(1); 6/4
Pinguicula villosa L.	обычно V, VII*a*(1, 2); 1/4
P. vulgaris L.	редко? V(2); 1/5
Utricularia vulgaris L.	редко? XI(1, 2); 1/5
Galium densiflorum Ledeb.	редко XII*a*(1); 1/4
Adoxa moschatellina L.	редко VIII*a*(2); 1/5
Valeriana capitata Pall. ex Link	обычно I, II, VIII*a*, X*б*(1, 2); 1/4
Erigeron eriocephalus J. Vahl	редко X*a*(1); $1/2_2$
E. tilingii Worosch.	редко VIII*a*(2); 4/3
Achillea millefolium L.	редко XII*a*(1); 2/5
Tripleurospermum subpolare Pobed.	обычно XII(2—5); 2/3
Artemisia borealis Pall. subsp. *borealis* Hult.	изредка I, X*a*(1); 6/4
A. furcata Bieb.	обычно I(1, 2); $4/2_2$
A. jacutica Drob.	редко XII*a*(1); 4/5
A. lagopus Fisch. ex Bess. subsp. *jarovoi* Korobkov	изредка I, IV*a*(1, 2); 4/4
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	обычно XII(1—5); 4/5
A. subarctica Krasch.	обычно I, IV*б*(1—3); 4/4
A. tilesii Ledeb.	обычно X*б*(2, 3); 6/1
Petasites frigidus (L.) Cass.	редко II, III*a*(1); 1/3
Endocellion glaciale (Ledeb.) Toman	нередко I*б*, II(2, 3); $4/2_1$
E. sibiricum (J. F. Gmel.) Toman	нередко X*a*(2—4); 4/4
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	обычно IV, VI(2—5), VIII*a*(2, 3); 3/3
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedsch.	нередко III*a*, VII*a*(1, 2); $6/2_2$
S. congestus (R. Br.) DC.	обычно XII(2—5); 1/3
S. jacuticus Schischk.	нередко IV*a*(1, 2); 4/4
S. resedifolius Less.	обычно I(1, 2); $6/2_2$
S. tundricola Tolm. subsp. *tundricola* Tolm.	обычно I(1—4), X*б*(1, 2); 3/1
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	обычно I, II, VI(1, 2); $4/2_2$
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	нередко X*a*, XII*б*(1—4); $1/2_2$

Taraxacum lateritum Dahlst.	редко? XII*a*(1, 2); $6/2_1$
T. macilentum Tzvel.	обычно I, II, V, VI, X*a*, XII*a*(1, 2); 6/3
T. sect. *Arctica* (*sibiricum* Dahlst.?)	изредка II, V(1, 2); 5/1 ?
T. sp.	изредка X*a*(1—4)
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	изредка I*a*(1, 2); $3/2_2$
C. nana Richards.	обычно X*a*, XII*б*(1—4); $5/2_2$
Hieracium umbellatum L.	редко XII*a*(1); 1/5

Примечание. Звездочками отмечены заносные виды.

В ЛФ «Депутатский» (ЛФД) почти половину видов (40.8 %) составляют арктоальпийские и арктические (табл. 1). Подавляющее большинство их сосредоточено в верхнем поясе горных тундр, где они слагают основу растительных сообществ, но нередки также на речных аллювиях, галечниках и приречных луговинах. В тундрах повсеместно в качестве доминантов напочвенного покрова выступают *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *Cassiope tetragona*, *Carex arctisibirica*. С высоким постоянством встречаются *Hierochloë alpina*, *Poa arctica*, *P. glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, многочисленные виды арктоальпийского разнотравья. Собственно арктические виды по числу и своей фитоценотической роли в сообществах горных тундр заметно уступают арктоальпийским.

Второе место во флоре занимают гипоарктические и гипоаркто-монтанные виды (36.9 %) при абсолютном преобладании последних, что характерно для высокогорных субарктических флор. Важное фитоценотическое значение имеют *Betula nana* subsp. *exilis*, *Salix pulchra*, *S. glauca*, вересковые кустарнички, *Eriophorum vaginatum* и др., которые господствуют на обширных пространствах в лиственничных редколесьях и пушицевых тундрах, постепенно утрачивая свои позиции и полностью выпадая в верхнем поясе горных тундр.

Сравнительно небольшая часть состава ЛФД (20.2 %) приходится на бореальные виды, среди которых основную долю составляют прибрежно-водные, болотные и лесные виды, большинство из которых не играет существенной роли в естественном растительном покрове. Исключение составляют лиственница, некоторые крупные кустарники (*Duscheckia fruticosa*, *Salix udensis*) и немногие травянистые растения.

Степные виды (*Festuca lenensis*, *Poa attenuata*, *P. botryoides*, *Allium strictum* и др.) сухих прогреваемых склонов речных долин составляют лишь 2.1 % от всего состава флоры и в целом не характерны для района.

Соотношение широтных географических элементов в ЛФД дает основание рассматривать ее как горную флору гипоарктического типа, в которой при значительном

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов ЛФ «Депутатский» по географическим группам

Поясно-зональные группы	Долготные группы						Всего	
	Ц	Е	С	С-А	ВС	ВС-А	число видов	%
Арктическая	20	—	2	6	8	7	43	13.2
Арктоальпийская	50	4	8	15	6	7	90	27.6
Гипоаркто-монтанная	24	6	6	13	25	11	85	26.1
Гипоарктическая	13	1	1	4	11	5	35	10.8
Бореальная	36	8	3	5	12	2	66	20.2
Степная	1	2	2	2	—	—	7	2.1
Всего								
видов	144	21	22	45	62	32	326	
%	44.2	6.5	6.7	13.8	19.0	9.8		100

Примечание. Долготные группы: Ц — циркумполярная, Е — евразиатская, С — сибирская, С-А — сибирско-американская, ВС — восточносибирская, ВС-А — восточносибирско-американская.

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства и роды сосудистых растений ЛФ «Депутатский»

Семейства	Число видов	%	Роды	Число видов	%
Poaceae	49	15.0	*Carex*	20	6.1
Asteraceae	30	9.2	*Salix*	19	5.8
Cyperaceae	28	8.6	*Saxifraga*	14	4.3
Brassicaceae	26	8.0	*Draba*	12	3.7
Caryophyllaceae	22	6.7	*Poa*	11	3.4
Salicaceae	20	6.1	*Ranunculus*	10	3.1
Ranunculaceae	16	4.9	*Pedicularis*	10	3.1
Saxifragaceae	15	4.6	*Oxytropis*	7	2.1
Fabaceae	14	4.3	*Artemisia*	7	2.1
Rosaceae	13	4.0	*Stellaria*	6	1.8
Scrophulariaceae	13	4.0	*Luzula*	6	1.8
Всего	246	75.4	Всего	122	37.3

участии арктических и арктоальпийских элементов доминируют виды неарктических широтно-географических групп. Гипоарктический характер ЛФД хорошо иллюстрирует таксономическая структура флоры (табл. 2). В отличие от горных арктических флор здесь несколько понижена роль сем. *Brassicaceae* и более высокую долю составляют семейства *Salicaceae*, *Cyperaceae*. Особо следует отметить повышенное участие родов *Poa*, *Elymus* и незначительное — рода *Potentilla*.

По структуре долготно-географических элементов (табл. 1) ЛФД более всего напоминает флоры нижнего течения Яны и Лены (Петровский, 1992; Петровский, Плиева, 1992) на севере Якутии. Присутствие в ЛФД и достаточно широкое распространение таких видов, как *Gorodkovia jacutica*, *Androsace gorodkovii*, *Hyalopoa lanatiflora*, *Saxifraga redofskyi*, *Senecio jacuticus*, *Artemisia lagopus*, *Papaver nivale*, являющихся эндемиками и субэндемиками Верхоянской провинции Бореальной флористической области (Юрцев, 1974), однозначно характеризует ее как один из вариантов горных лесотундровых флор Северного Верхоянья, наиболее полно отражающей черты плакорных ландшафтов этой провинции.

Ряд перечисленных выше таксонов, а также многие характерные высокогорные виды северо-востока Сибири (*Potentilla elegans*, *Anemonastrum sibiricum*, *Silene stenophylla*, *Novosieversia glacialis* и др.), являются для ЛФД общими с флорой Хараулахской подпровинции Восточно-Сибирской провинции Арктической флористической области, охватывающей арктическую оконечность Верхоянского хребта (Юрцев и др., 1978), что свидетельствует о тесной историко-географической связи горных систем и нагорий Якутии с Арктикой.

Приведенный выше список видов свидетельствует об относительном богатстве ЛФД на фоне ЛФ смежных районов. В изученных к настоящему времени горных флорах гипоарктических тундр насчитывается от 146 до 330 видов, в особо богатых (северная часть Хараулахского хребта, окр. Тикси) — до 390 (Петровский, Заславская, 1981; Егорова и др., 1991), в локальных флорах горных районов предтундровых редколесий и горной лесотундры — от 135 до 230 соответственно, в долинах крупных рек — до 300—380 (Заславская, Петровский, 1989, 1994; Петровский, Плиева, 1992, 1994 и др.).

Как было показано на примере тундровых и лесотундровых флор Анюйского нагорья (Заславская, Петровский, 1989), в горных районах Северо-Восточной Азии степень выявления региональной флоры при обследовании одной ЛФ составляет в среднем от 50 до 80 %. Из этого следует, что региональная флора Депутатского горного массива, расположенного между реками Уяндина и Селеннях в их верхнем течении, может насчитывать от 400 до 600 видов, что ставит ее в один ряд с наиболее богатыми региональными лесотундровыми флорами горных районов Северной Евразии.

Основными факторами, определяющими на северо-востоке Сибири относительное богатство флор, являются наличие крупной водной артерии и разнообразие геологического строения территории, в первую очередь сочетание пород разной основности. Тем более неожиданным оказалось обнаружение столь богатой флоры в окр. пос. Депутатского, расположенного в центральной части Яно-Индигирского междуречья, в районе широкого распространения терригенных отложений и полного отсутствия известняков. Ландшафтное и экологическое разнообразие биотопов района исследований также не превышает такового других низкогорных лесотундровых районов, простирающихся от Лены до Западной Чукотки.

Известно также, что повышенное видовое богатство флор отмечается в районах, где проходят крупные тектонические разломы и зоны контакта горных пород различного происхождения и возраста. Изучение материалов геологического строения и истории развития территории дает основание полагать, что неожиданное богатство ЛФД связано с положением района, с одной стороны, на контакте двух крупных горных систем хребтов Полоусного и Черского, с другой — в непосредственной близости, фактически в зоне взаимодействия Яно-Оймяконского и Полоусненского неотектонических блоков Евразиатской и Североамериканской тектонических плит (Имаев и др., 1990).

Северо-западная ориентация хребтов в зоне контакта, выходящих своими северными отрогами к Яно-Индигирской низменности, способствовала широкой миграции арктических элементов в более холодные периоды по горным тундрам и межгорным долинам далеко на юг и, напротив, проникновению бореальных видов при потеплениях климата — на север. Отсюда становится понятным значительное число и сравнительно высокая активность арктических и преимущественно арктических видов: *Carex rariflora*, *Luzula tundricola*, *Salix arctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Draba pilosa*, *Ranunculus nivalis*, *R. hyperboreus*, *Poa abbreviata* и др., часть из которых встречается и в гольцах Забайкалья — *Luzula wahlenbergii*, *Carex podocarpa*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea*, *Astragalus umbellatus* и др. (Малышев, Пешкова, 1984). Эти находки подтверждают ранее высказанное Б. А. Юрцевым (1968) мнение о немалой роли континентальных субарктических нагорий Якутии в обеспечении обмена между Арктикой и высокогорьями лесной зоны Восточной Сибири.

В заключение остается выразить надежду, что данное сообщение привлечет внимание ботаников к внутренним районам Яно-Индигирского междуречья, изучение которых может существенно расширить представления о распространении видов и истории формирования растительного покрова на Северо-Востоке Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова А. А., *Васильева И. И.*, *Степанова Н. С.*, *Фесько Н. Н.* Флора тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 186 с.

Заславская Т. М., *Петровский В. В.* К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183.

Заславская Т. М., *Петровский В. В.* Флора сосудистых растений окрестностей пос. Черский (Северная Якутия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 65—79.

Имаев В. С., *Имаева Л. П.*, *Козьмин Б. М.* Активные разломы и сейсмотектоника Северо-Восточной Якутии. Якутск, 1990. 140 с.

Лапшина Е. Д., *Мульдияров Е. Я.* Растительность южных отрогов горной системы хребта Полоусного (северная Якутия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 56—67.

Малышев Л. И., *Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.

Петровский В. В. О флоре района нижнего течения р. Яны (Северная Якутия) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 77—86.

Петровский В. В., *Заславская Т. М.* К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья // Бот. журн. 1981. Т. 65. № 6. С. 1520—1528.

Петровский В. В., *Королева Т. М.* К флоре дельты реки Колымы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 19—31.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре низовий реки Лены // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 69—82.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Юкагирского плоскогорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 25—33.

Флора Сибири. Т. 1—9 / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1988—1994.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Томский государственный
университет

Получено 19 IX 1995

SUMMARY

The list includes 329 plant species and subspecies Deputatsky settlement is situated in the zone of subtundra sparse forests on south extremity of the Polousniy mountain range on Yana-Indigirka watershed. The data on spatial distribution and phytocoenotical role of each species is presented. Because of its structure the investigated local flora was attributed to type of mountain hypoarctic floras which are typical of Verkhoyansk province of Boreal floristic realm. The relative richness of this local flora is explained by its location in interaction zone of neotectonic blocks of Euro-Asiatic and North-American tectonic plates in the place of contact of two big mountain systems of the Polousniy range and the Cherskij range. Comparatively high share and activity of arctic species supports the supposition previously stated by B. A. Yurtsev (1968) of the considerable role of continental subarctic Yakut table-lands in provision of species exchange between the Arctic and high mountain regions of the forest zone of Eastern Siberia.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.26 (470)

© Н. И. Стрельникова

НОВЫЙ РОД *MOISSEEVIA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ

N. I. STRELNIKOVA. A NEW GENUS *MOISSEEVIA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE PALEOGENE DEPOSITS OF RUSSIA

При изучении в СЭМ *Coscinodiscus uralensis* выявлены новые признаки (расположение и строение двугубых выростов, форма межареольных перегородок), не характерные для рода *Coscinodiscus*, что позволило выделить новый род *Moisseevia*.

Coscinodiscus uralensis Jouse' описан А. П. Жузе (1949 : 73) из палеогеновых отложений Свердловской обл. Этот вид является характерным для зоны Coscinodiscus uralensis, стратиграфическое положение которой определяется как поздний палеоцен или ранний эоцен. В отложениях Баренцева моря около Земли Франца Иосифа A. Grunow (1884 : 75) описал *C. josefinus* Grun. В литературе имеется мнение о тождестве этих видов (Глезер, Степанова, 1994).

Изучение створок из палеогеновых отложений Западной Сибири и Поволжья свидетельствует об идентичности их ультраструктуры. В световом микроскопе (СМ) можно уловить некоторые различия между *C. josefinus*(?) Grun. в образцах палеогеновых отложений Калининградской обл. и *C. uralensis* Jouse'. Типовым материалом *C. josefinus* я не располагаю. Поэтому вопрос о статусе обсуждаемых видов остается открытым. Однако в результате исследований в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) у *Coscinodiscus uralensis* выявлены элементы ультраструктуры, не характерные для рода *Coscinodiscus*, что послужило основанием для описания нового рода.

Материал для исследования в СЭМ JSM-35C подготовлен автором по методике В. А. Николаева (1982), микрофотографирование выполнено Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой. Сделано около 100 снимков из образцов диатомитов и диатомовых глин, вскрытых скв. 19 Усть-Манья, р. Северная Сосьва, Приполярный Урал, и из разреза диатомитов на горе «Граное Ухо» около г. Сенгилей Ульяновской обл.

Далее приведено описание нового рода.

Род Moisseevia Streln. gen. nov.

Cellulae solitariae. Frustula convexa a lentiformibus ad subsphaerica, valvis cinctura conjunctis. Valvae rotundae, varie convexae. Areolae loculatae in seriebus radialibus subfasciculatis (seriebus omnibus ei laterali longae parallelis), loculis conicis, ad faciem valvae interiorem angustioribus, foramine apertis, facie exteriore cribro continuo obtectis, dissepimentis interareolaribus structura compositis, bullulis 2—3 interruptis; areolae approximatae parvae uniserialiter ad marginem valvae dispositae sub microscopio optico strias in mentem revocantes, dissepimentis interareolaribus continuis, interdum cavitate una (bullula) in pariete praeditis. Rimoportulae submarginales (a margine areolis 4—5 remotae), radium hyalinum a valvae centro oriundum terminantes, tot, quot radii hyalini, in valvis diversis ab 1—2 ad 7—8, facie exteriore tubum haud altum subconoideum, interiore vero tubulum brevem complanatum apice dilatatum, rima laterali

hippocrepice inflexa ornatum praebentes. Cinctura lata structura e canalibus poralibus parallele verticaliter seriatis formata.

Typus generis: *Moisseevia uralensis* (Jouse') Streln.

Genus hoc in memoriam cl. Antoninae Moisseevae, praematura morte ereptae, diatomologi ac biostratigraphi infatigabilis nominatur.

Клетки одиночные. Панцирь выпуклый от линзовидного до почти сферического, створки соединяются пояском. Створки круглые, в разной степени выпуклые. Структура из локулярных ареол в радиальных рядах с тенденцией к образованию пучков, в которых ряды ареол параллельны длинному боковому ряду. Локулы конической формы, зауженные к внутренней поверхности створки, открываются фораменом, на наружной поверхности сплошной крибрум. Межареольные перегородки имеют сложное строение, так как разделены пустотами (буллулами) на 2—3 камеры. По краю створки один ряд мелких сближенных ареол, которые в СМ выглядят как штрихи. Межареольные перегородки у этих ареол сплошные, иногда наблюдается картина, напоминающая 1 полость (буллулу?) в стенке. Двугубые выросты расположены близ края створки, на расстоянии 4—5 ареол от края, на конце гиалинового луча, идущего от центра створки. Количество выростов соответствует количеству гиалиновых лучей и варьирует у разных створок от 1—2 до 7—8. На наружной поверхности двугубый вырост имеет невысокую слегка конусовидную трубку, а на внутренней — короткую сплющенную и расширенную на конце трубочку с подковообразно изогнутой боковой щелью. Поясок широкий со структурой из поровых каналов в параллельных вертикальных рядах.

Тип рода: *Moisseevia uralensis* (Jouse') Streln. (табл. I, II).

Moisseevia uralensis (Jouse') Streln. comb. nov. — *Coscinodiscus uralensis* Jouse', 1949, Диатом. анализ, 2 : 73, табл. 24, фиг. 4, а, б; Стрельникова, 1960, табл. IV, фиг. 1, а—в.

Ниже приведен латинский диагноз вида, так как при первоописании *C. uralensis* он отсутствовал.

Valvae 40—91 mcm in diam., varie convexae, valde convexae centro concavae. Areolae radialiter seriatae, in serie 5—8 pro 10 mcm, cribro exteriore (porellis 3 pro 1 mcm) supra dissepimenta interareolaria disposito tectae. Foramina rotunda, valliculo cincta. Area centralis hyalina haud magna, radiis hyalinis divergentibus, interdum nullis. Areolae marginales parvae, anulatim dispositae, ad 15 pro 10 mcm, sub microscopio optico strias in mentem revocantes. Dissepimenta interareolaria bullulis 2—3 interrupta. Velum exterius plerumque deletum, quam ob rem tam cavitates bullarum, quam eae areolarum majores conspiciendae. Structura cincturae e canalibus poralibus minutis verticaliter seriatis, seriebus 4—5 pro 1 mcm formata.

Typus: Montes Uralenses Cispolares, fl. Sosva Borealis, diatomita palaeocaeni posterioris—eocaeni prioris (zona Coscinodisci uralensis). In collectione cathedrae Botanicae facultatis biologiae ac edaphologiae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Створки 40—91 мкм в диам., в разной степени выпуклые, у сильно выпуклых — слегка вогнутый центр. Ареолы в радиальных рядах, 5—8 ареол в 10 мкм в 1 ряду; наружный крибрум с 3 пореллами в 1 мкм, закрывает ареолу и располагается над межареольными перегородками. Форамены круглые, окаймлены валиком. В центре небольшое гиалиновое поле, от которого расходятся узкие гиалиновые лучи, иногда отсутствующие. По краю кольцо мелких ареол (до 15 в 10 мкм), которые в СМ выглядят как штрихи. Межареольные перегородки разделены на 2—3 камеры (буллулы). У большинства створок наружный велум бывает разрушен, в этом случае видны полости буллул и более крупные полости ареол. Структура пояска из мелких поровых каналов в вертикальных рядах (4—5 рядов в 1 мкм).

Тип: Приполярный Урал, р. Северная Сосьва, диатомиты позднего палеоцена—раннего эоцена (зона C. uralensis). Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Морской вымерший вид. Поздний палеоцен—ранний эоцен, Западная Сибирь (люлинворская свита); Поволжье (камышинская свита); Казахстан (акчатская свита);

Тургайский прогиб (нижнетасаранский подгоризонт); Калининградская обл. (самбийская свита).

Форма и расположение двугубых выростов, строение межареольных перегородок у *C. uralensis* свидетельствуют о значительных отличиях от рода *Coscinodiscus* Ehr. Судя по довольно многочисленным работам по ультраструктуре *Coscinodiscus*, двугубые выросты у видов этого рода не имеют на наружной поверхности крупных трубок, а открываются простым или воронковидным отверстием. По представлениям R. Simonsen (1979), P. Sims (1989) двугубые выросты у видов рода *Coscinodiscus* могут быть расположены либо кольцом по краю плюс один вырост в центре (группа А), либо краевым кольцом из мелких выростов и 2 крупных выростов, расположенных под углом 100—130° или напротив друг друга (группа В), либо кольцом из мелких выростов по краю без дополнительных специализированных выростов на створке (группа С). Структура межареольных перегородок очень своеобразна. Буллулы межареольных перегородок указываются для родов *Aulacodiscus* Ehr., *Cyclotella* Ktz., *Hyalodiscus* Ehr., но для *Coscinodiscus* указания на наличие буллул отсутствуют.

Все эти сопоставления привели меня к мысли о необходимости выделения *Coscinodiscus uralensis* в новый род *Moisseevia*, названный в память безвременно погибшей Антонины Ивановны Моисеевой, крупного диатомолога и биостратиграфа. Наибольшее сходство род *Moisseevia* имеет с родом *Aulacodiscus*, с теми видами, у которых отсутствует радиальная волнистость.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 96-04-48993.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И., Степанова Г. В. Расчленение и корреляция палеогеновых отложений Карского моря по диатомеям и силикофлагеллатам // Региональная геология и металлогения. 1994. № 2. С. 148—153.

Жузе А. П. Род *Coscinodiscus* // Диатомовый анализ. Л., 1949. Т. 2. С. 58—79.

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Стрельникова Н. И. Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые из палеогеновых отложений Обско-Пурского междуречья // Тр. ВНИГРИ. 1960. Вып. 158. С. 33—65.

Grunow A. Die Diatomeen von Franz Josefs Land // Denkschr. Kgl. Akad. Wiss. Wien, Math-naturwiss. Cl. 1884. Bd 48. Abt. 2. S. 53—109.

Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

Sims P. A. Some Cretaceous and Palaeocene species of *Coscinodiscus*: a micromorphological and systematic study // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 351—371.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 6 V 1996

УДК 582.757.2(470.67) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© Д. В. Гельтман

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) ИЗ ДАГЕСТАНА[1]

D. V. GELTMAN. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) FROM DAGHESTAN

Описаны 2 новых для науки вида — *Euphorbia czerepanovii* из секции *Tulocarpa* и *E. daghestanica* из секции *Esula*.

1. Euphorbia czerepanovii Geltm. sp. nov. (sect. *Tulocarpa* (Raf.) Prokh.).

Planta perennis. Caulis erectus, circa 50 cm altus et 5 mm crassus, pilosus, radios inflorescentiae generalis et ramos vegetativos in axillis foliorum superiorum gerentes. Laminae foliorum caulinorum et involucri phylla ellipticae, 6—8 cm longae et circa 2 cm latae, apice breviter acuminatae, basi cuneatae, utrinque pilosae, petiolis ad 0.5 cm longis fultae. Inflorescentia generalis apicalis e radiis 4 composita. Involucelli phylla rotundata, rotundato-rhombea vel rotundato-elliptica, 3—4.5 cm longa et 3—3.5 cm lata. Fructus sphaerici, circa 7 mm in diam., excrescentiis longis ramosis dense obtecti. Semina laevia, oblongo-ovata, circa 3 mm longa et 2 mm lata, carunculae 2.5 mm longae.

Typus: «ASSR Daghestania, districtus Gumbetensis, inter pagum Burtanai et trajectum ad pagum Danuch; ad marginem Fageti; ad declive fluviale, 17 VI 1961, N. N. Tzvelev, S. K. Czerepanov, G. N. Nepli, A. E. Bobrov, N 1220» (LE).

Affinitas. *E. squamosae* Willd. et *E. macrocarpae* Boiss. et Buhse parte similis, sed involucelli phylla magnae differt, ab illa semenibus magnibus differt.

Многолетнее травянистое растение. Стебель прямостоячий, около 50 см выс. и 5 мм толщ., волосистый, с лучами общего соцветия и вегетативными веточками в пазухах верхних листьев. Пластинки стеблевых листьев и листочков обертки эллиптические, 6—8 см дл. и около 2 шир., на верхушке коротко заостренные, в основании клиновидные, сверху и снизу волосистые, на черешках до 0.5 см дл. Верхушечное общее соцветие из 4 лучей. Листочки оберточки округлые, округло-ромбические или округло-эллиптические, 3—4.5 см дл. и 3—3.5 см шир. Плоды сферические, около 7 мм в диам., густо покрыты длинными ветвистыми выростами. Семена гладкие, продолговато-яйцевидные, около 3 мм дл. и 2 шир., с придатком 2.5 мм дл. (рис. 1).

Тип: «Дагестанская АССР, Гумбетовский р-н, между с. Буртанай и перевалом к с. Данух; опушка букового леса по склону к речке, 17 VI 1961, Н. Н. Цвелев, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров, № 1220» (LE).

Родство. Несколько сходен с *E. squamosa* Willd. и *E. macrocarpa* Boiss. et Buhse, но отличается крупными листочками оберточки, а от первого — еще и более крупными семенами.

Хотя этот вид известен пока по единственному экземпляру, несомненно, он заслуживает описания в качестве нового, так как резко выделяется (в первую очередь размерами листочков оберточки) среди всех известных видов секции и всего рода, обитающих на Кавказе и в сопредельных ему регионах.

Вид назван в честь выдающегооя отечественного ботаника С. К. Черепанова.

2. E. daghestanica Geltm. sp. nov. (sect. *Esula* Dumort., subsect. *Esulae* Boiss.)

Planta perennis. Caulis erectus, basi ascendens, 10—20 cm altus et 1—2 mm crassus, ramos 4—7 vegetativos 3—15 cm altos in axillis foliorum mediorum et radios 5—10 inflorescentiae generalis in axillis foliorum superiorum gerentes. Folia caulina linearia, 1—2.3 cm longa et 1—1.5 mm lata, apice acutata, basi truncata, sessilia. Involucri phylla linearia, apice acutata 0.3—1.5 cm longa. Inflorescentia generalis apicalis e radiis 4—8

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 95-04-11129).

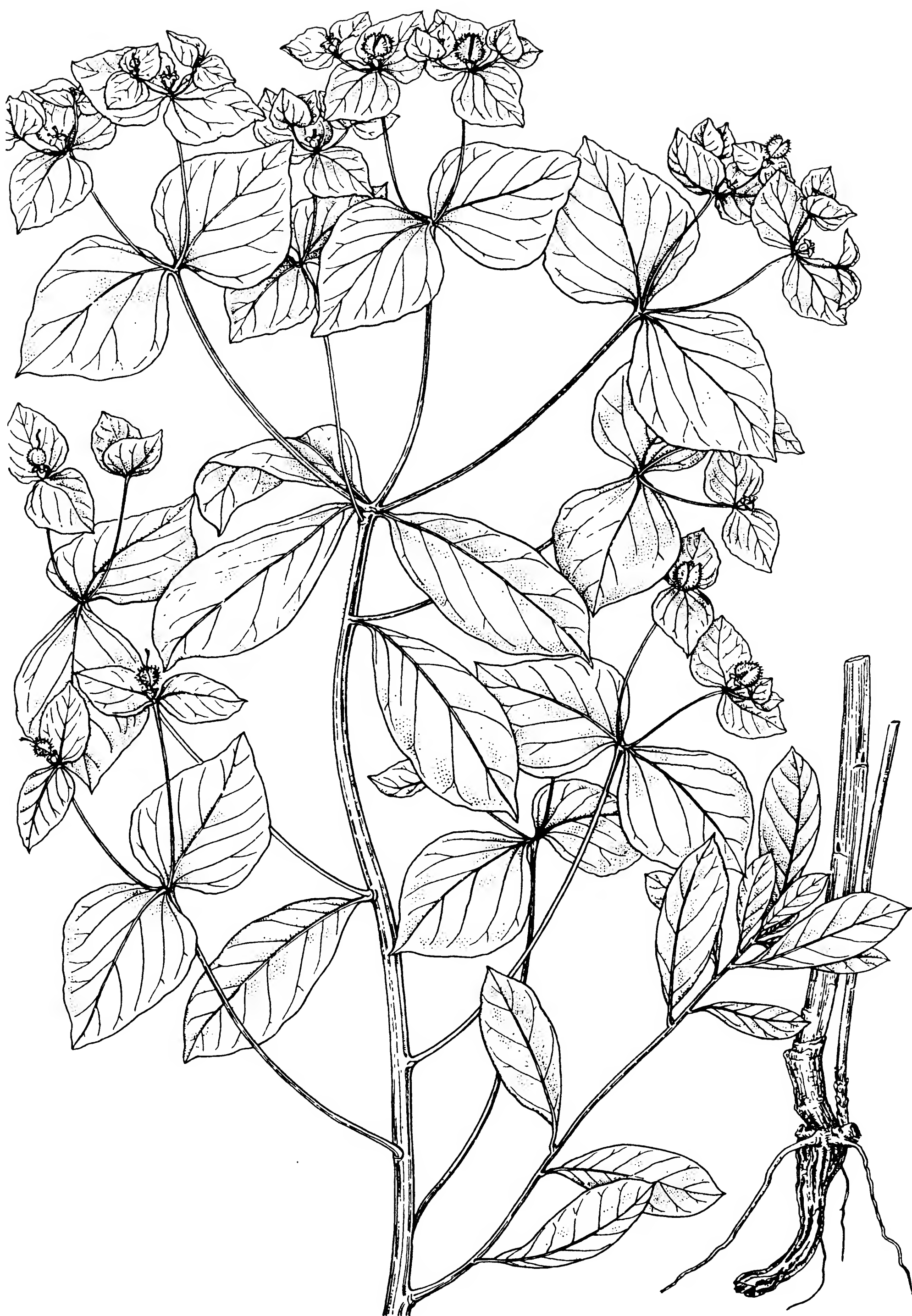


Рис. 1. *Euphorbia czerepanovii*, голотип.



Рис. 2. *Euphorbia daghestanica.*
а — голотип, *б* — паратип.

composita. Involucelli phylla triangulari-ovata vel rhombeo-ovata, apice acutata, 5—6 mm longa et 4—5 mm lata. Fructus laeves. Semina laevia, oblongo-ovata, 1.7—2.1 mm longa et 1.1—1.3 mm lata, caruncula praedita.

Typus: «ASSR Daghestania, districtus Levaschensis, prope pag. Tzudakkhar, 1200 s. m., in rupium fissuris, 10 VII 1961, N. N. Tzvelev, S. K. Czerepanov, G. N. Nepli, A. E. Bobrov, N 3215» (LE).

Affinitas. *E. leptocaulae* Boiss. et *E. subtili* Prokh. maxime affinis, sed ramis vegetativis copiosis sat longis differt.

Многолетнее травянистое растение. Стебель прямостоячий, в основании восходящий, 10—20 см выс. и 1—2 мм толщ., несущий в пазухах листьев в средней части 4—7 вегетативных веточек 3—15 см дл., в верхней — 5—10 лучей общего соцветия. Стеблевые листья линейные, 1—2.3 см дл. и 1—1.5 мм шир., на верхушке заостренные, в основании усеченные, сидячие. Листочки обертки линейные, на верхушке заостренные, 0.3—1.5 см дл. Верхушечное общее соцветие из 4—8 лучей. Листочки оберточки треугольно-яйцевидные или ромбически-яйцевидные, на верхушке заостренные, 5—6 мм дл. и 4—5 шир. Поверхность плодов гладкая. Семена гладкие, продолговато-яйцевидные, 1.7—2.1 мм дл. и 1.1—1.3 шир., с придатком (рис. 2).

Тип: «Дагестанская АССР, Левашинский р-н, окр. с. Цуда[к]хар, h — 1200 м, в трещинах скал, 10 VII 1961, Н. Н. Цвелев, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров, № 3215» (LE) (рис. 2, *а*).

Исследованный экземпляр (паратип): «Daghestan, distr. Dargi, in rupibus calcareis aridis prope pag. Tsudakhar, loco Abuczczaila-bek, 18 VII 1898, Th. Alexeenko» (LE) (рис. 2, *б*).

Родство. Наиболее близок к *E. leptocaula* Boiss. и *E. subtilis* Prokh., но отличается многочисленными довольно длинными пазушными вегетативными веточками.

Этот вид известен по двум экземплярам из окр. с. Цудахар в Дагестане. Первый был собран Ф. Н. Алексеенко в 1898 г., второй — в 1961 г. участниками Дагестанской экспедиции Ботанического института АН СССР. Есть основания полагать, что оба экземпляра происходят практически с одной и той же скалы. По свидетельству Н. Н. Цвелева (личное сообщение), участвовавшего в экспедиции 1961 г., в окр. Цудахара производились специальные поиски очень редкого эндемика *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel., известного только из этого района и описанного Ф. Н. Алексеенко (1902) как *Pyrethrum akinfiewii* Alexeenko, при этом и был собран тип *E. daghestanica*. Текст этикетки цитированного выше экземпляра *E. daghestanica*, собранного Алексеенко, совпадает с текстом этикетки типа *Pyrethrum akinfiewii*.

Несмотря на то что оба известных экземпляра происходят из одного местонахождения, они заметно различаются (рис. 2). Если экземпляр, собранный в 1898 г., имеет довольно короткие пазушные вегетативные веточки (рис. 2, *б*), то собранный в 1961 г. — длинные, перекрывающие верхушечное общее соцветие (рис. 2, *а*). Такое варьирование представляется довольно неожиданным, но в то же время еще менее вероятно, что на небольшой территории, характеризующейся узколокальным эндемизмом, могут встречаться 2 вида из одной группы родства. Необходимо дальнейшее изучение этого очень интересного растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Ф. Н. Pyrethrum akinfiewii Alexeenko (sp. n.) // В. И. Липский. Флора Кавказа. Дополнение 1.: Тр. Тифлис. бот. сада. 1902. Вып. 6. Кн. 1. С. 58—59.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VI 1996

УДК 582.972(479.25) Бот журн., 1997 г., т. 82, № 3

© И. А. Шанцер

НОВЫЙ ВИД ПОДМАРЕННИКА ИЗ РОДСТВА *GALIUM MITE* (*RUBIACEAE*, *GALIUM*, SECT. *ORIENTIGALIUM*) ИЗ АРМЕНИИ

I. A. SCHANZER. A NEW SPECIES OF *GALIUM* SECT. *ORIENTIGALIUM* (*RUBIACEAE*) FROM ARMENIA RELATED TO *G. MITE*

Описан новый вид подмаренника *Galium armenum* из южной части Гегамского хр. в Армении. Приведен ключ для определения *G. armenum* и близкородственных видов.

В секции *Orientigalium* Ehrend. рода *Galium* L. насчитывается около 50 видов, распространенных в горах Восточного Средиземноморья и Юго-Западной Азии. Это довольно трудная в таксономическом отношении группа, возможно, представляющая собой полиплоидный комплекс (Ehrendorfer, 1958). На Кавказе она представлена несколькими видами, родственными *Galium hyrcanicum* C. A. Mey. и *G. mite* Boiss. et Hohen., растущими на скальных и мелкоземистых субстратах в нижнем и среднем горных поясах.

Изучение материалов, собранных мною в Армении и Нахичевани в 1979—1982 и 1995 гг., а также коллекций гербариев Ботанического института НАН Армении (ERE), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Главного ботанического сада РАН (MHA), Московского педагогического государственного университета (MOSP), Московского государственного университета (MW), Института ботаники АН Грузии (TBI), Музея истории Грузии (TGM), Музея естественной истории в Вене, Австрия (W), и Ботанического института при Венском университете, Австрия (WU), позволило прояснить характер изменчивости морфологических признаков у видов этой группы. На основании проведенного анализа я пришел к выводу, что растения из популяций долины р. Азат и южной части Гегамского хр. заслуживают рассмотрения в качестве самостоятельного вида.

Galium armenum Schanzer sp. nov. — *G. bullatum* auct. non Lipsky; *G. mite* Boiss. et Hoh. × *G. bullatum* Lipsky, Шанцер, 1989, Нов. сист. высш. раст. 26 : 156.

Planta suffrutescens, 30—45 cm alta, habitu *G. miti* Boiss. et Hohen. similis. Caules glabri, vel inferne in nodis breviter pilosi. Folia verticillata 6—na, 15—20 mm longa, 0.8—1.8 mm lata, linearia, acuminata, glabra. Inflorescentia multiflora, ambitu pyramidali usque late cylindracea. Corolla alba, verosimiliter rotata, 2.5—3 mm diam. Mericarpia 2—2.5 mm diam., alba, glabra, rugosa; pericarpium increscens, succosum. *G. bullato* Lipsky fructibus simile.

Typus: Armenia, distr. Abovian, in angustus fl. Azat supra pagum Garni, declive lateris sinistri ad septentrionem expositum, in schistosis et saxis denudatis, 28 VI 1995, I. Schanzer.

Стебли (250)320—460(500) мм выс., голые или коротко опушенные в узлах, волоски опушения стеблей оттопыренные; листья (12)13.6—20.8(24) мм дл., 0.8—1.8(2.4) мм шир., голые, в мутовках по 6, распростертые перпендикулярно стеблю, иногда поникающие; соцветие на хорошо развитых генеративных побегах, более или менее удлиненное, в верхней части не щитковидное, широко- или узкопирамидальное, или продолговатое, узкое, реже почти цилиндрическое; цветоножки при плодах не растопыренные, расходящиеся под углом менее 90°; мерикарпии плодов морщинистые, со вздутым сочным перикарпием, светлые, беловатые, (1.8)2—2.5(2.7) мм дл.

Тип: Армения, Абовянский р-н, ущелье р. Азат выше с. Гарни, склон северной экспозиции, левый борт ущелья, на осыпях и по скальным выходам, 28 VI 1995, И. Шанцер (голотип — LE, изотипы — LE, MHA) (рис. 1).

Цветет в апреле—мае.



Рис. 1. Тип *Galium armenum*.

Масштабная линейка — 1 см.

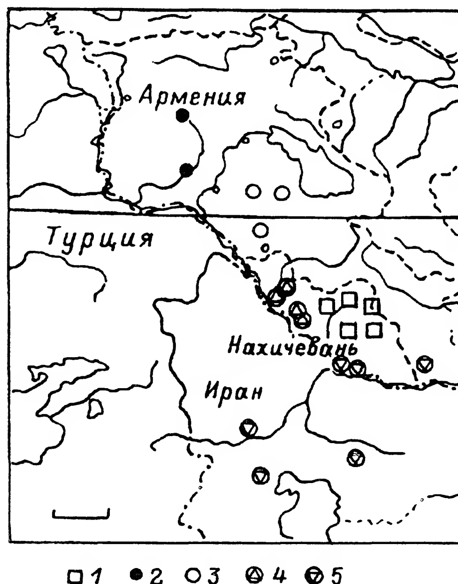


Рис. 2. Распространение видов из родства *Galium mite* в Закавказье.

1 — *G. bullatum*, *2* — *G. mite*, *3* — *G. armenum*, *4* — *G. achurense*, *5* — *G. azerbayjanicum*. Масштабная линейка — 40 км.

Распространение. Закавказье, Армения. Долина р. Азат и предгорья южной части Гегамского хр.

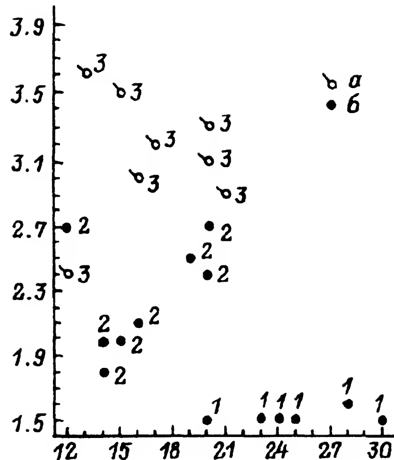
Эндемик.

Specimina examinata. Армения, ущелье Гарни в окр. Еревана, крутой щебнистый склон между селами Гохт и Гарни, 25 VI 1966, Е. Гогина, Г. Проскурякова, № 764 (MHA); между селами Гарни и Гохт, осыпной берег р. Азат, 26 VII 1970, В. Манакян (ERE); mont. Eranos, 22 V 1926, A. Schelkovnikov (ERE); хр. Ерах, с. Гелайсор, 19 VII 1966, Я. Мулкиджанян (ERE); Араратский р-н, правобережье р. Хосров, между развалинами сел Агаси-беглу и Хосров, 12 VII 1983, N. Chandjian (ERE); juxta pagum Gocht kums monast. Gehard, 10 VII 1938, A. Fedorov (ERE); Абовянский р-н, между селами Гарни и Зовашен, гипсоносные склоны по правому берегу р. Азат, 19 V 1970, В. Аветисян, Э. Назарова, П. Гандилян (ERE); Арташатский р-н, Хосровский массив, 1600 м над ур. м., 30 VII 1963, Я. Мулкиджанян (ERE); Араратский р-н, окр. с. Чиман, сухие склоны ущелья в юго-восточном предгорье горы Кетуз, 17 VI 1977, В. Аветисян, (ERE); prope Beiuk-Vedi, mont. Ilanlu, 31 V 1926, A. Schelkovnikov (ERE); Котайский р-н, монаст. Гегарт, на южных крутых щебнистых склонах, 1600—1700 м, 3 VII 1945, А. Ахвердов (TBI); Котайский р-н, монаст. Гегарт, истоки р. Азат-гет, 1700—1800 м, 6 VII 1945, А. Ахвердов (TBI); Котайский р-н, между монаст. Гегарт и с. Артиз 16 VII 1945, А. Ахвердов (TBI).

По своим морфологическим признакам и географическому распространению *G. armenum* занимает промежуточное положение между *G. mite* и *G. bullatum* и, возможно, возник в результате их гибридизации, хотя в настоящее время ареалы этих видов не перекрываются (рис. 2). Гибридизация между родительскими видами могла происходить в ксерофитную эпоху плейстоцена с последующей изоляцией родительских популяций во время последнего оледенения, когда Гегамский хр. был покрыт ледниками (Балян, Думитрашко, 1964). Тем не менее *G. armenum* имеет вполне отчетливые и устойчивые морфологические отличия как от *G. bullatum*, за который он обычно принимался, судя по гербарным «детерминанткам», так и от родственных видов, близких *G. mite*. На рис. 3 представлена диаграмма разброса по 4 признакам, на которой демонстрируются эти различия.

Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков в 3 популяциях (*Galium mite, G. armenum* и *G. bullatum*) в Армении и Нахичевани.

Образцы из отдельных популяций на диаграмме обозначены цифрами: *1* — *G. mite* (Армения, окр. с. Карби), *2* — *G. armenum* (Армения, окр. с. Гарни), *3* — *G. bullatum* (Нахичевань, окр. с. Биченек). По горизонтальной оси — длина листа, мм; по вертикальной — диаметр плода, мм. *а* — листья опушенные, *б* — соцветие пирамидальное.



Подмаренники из родства *G. mite* s. l. представлены в Закавказье таксонами — *G. mite* s. str., *G. armenum*, *G. achurense* Grossh. и *G. azerbayjanicum* Ehrend. et Schönb.-Tem. Последний вид, недавно описанный из северо-западного Ирана (Ehrendorfer, Schönbeck-Temesy, 1991), впервые приводится для территории Закавказья. Он проникает с юга в долину Аракса на территорию Нахичевани и Мегринского р-на Армении (Азербайджан, Нахичевань: prope Negram, Grossheim (LE, TBI); ущелье р. Аракс между станциями Негром и Дарошам, Воронов (TBI); prope Negrom, Prilipko, Karjagin (LE); fl. Alyndz., inter Dzhulfa et Dzhamaldin, Grossheim (WU); Юго-Восточная Армения: Ustupi, Radde 351, 381 (LE)). Ранее эти образцы определяли как *G. hyrcanicum* или *G. mite*.

Дифференциация видов из родства *G. mite* s. l. в Закавказье довольно велика. Их ареалы не перекрываются, все они достаточно хорошо различаются по комплексу качественных и количественных признаков, изменчивость которых в 4 популяциях этих видов показана на рис. 4—6.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ *G. ARMENUM* И БЛИЗКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *ORIENTIGALIUM*

1. Мерикарпии плодов гладкие, с плотно прилегающим сухим перикарпием, темные, буроватые до почти черных, 1.5—1.8 мм дл. . . . . 2.

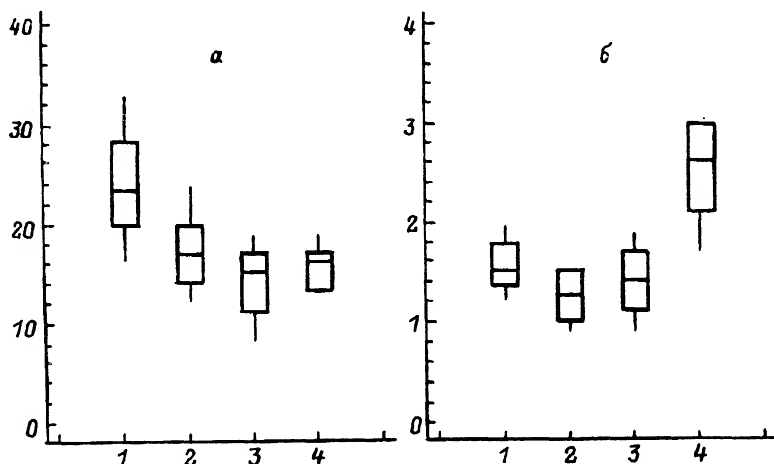


Рис. 4. Диаграммы изменчивости длины (*а*) и ширины (*б*) листа в популяции видов из родства *Galium mite*.

Популяции: *1* — *G. mite* (Армения, окр. с. Карби), *2* — *G. armenum* (Армения, окр. с. Гарни), *3* — *G. achurense* (Нахичевань, окр. с. Бузгов), *4* — *G. azerbayjanicum* (Нахичевань, окр. с. Негром). По горизонтальным осям — популяции; по вертикальным: *а* — длина листа, мм; *б* — ширина листа, мм. На диаграммах изменчивости для 6 отдельных признаков показаны медиана и разброс значений признака. Центральный прямоугольник охватывает 50 % изменчивости признака между нижней и верхней четвертями.

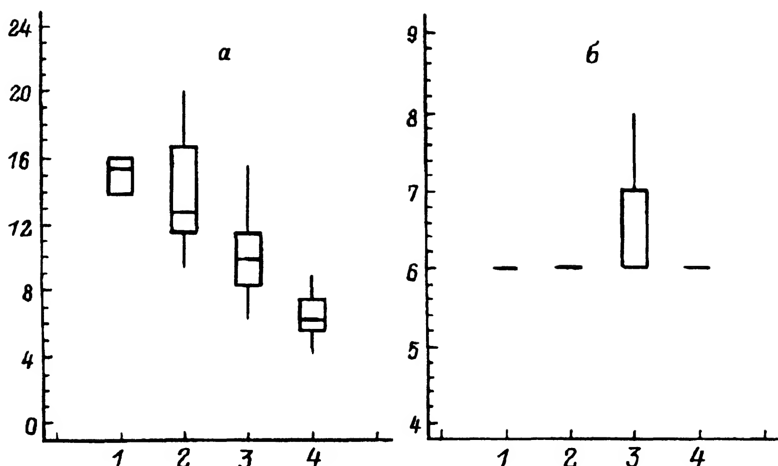


Рис. 5. Диаграммы изменчивости отношения длины листа к его ширине (*а*) и числа листьев в мутовке (*б*) в популяциях видов из родства *Galium mite*.

По горизонтальным осям — то же, что и на рис. 4.

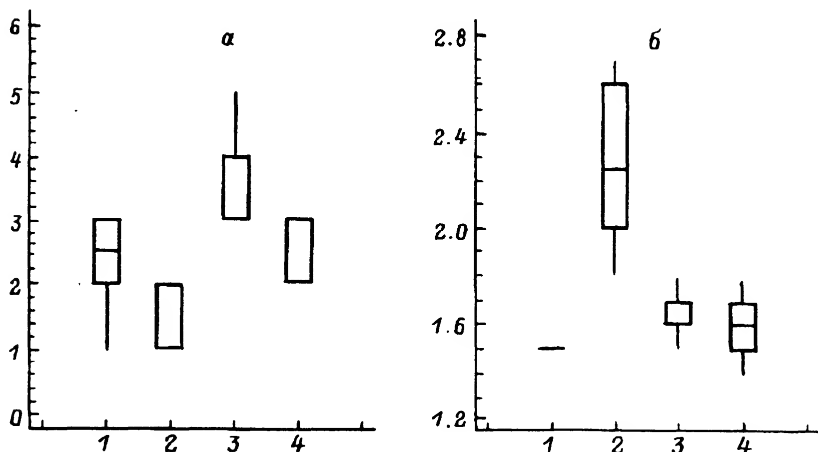


Рис. 6. Диаграммы изменчивости густоты опушения стебля в условных баллах (*а*) и диаметра плода (*б*) в популяциях видов из родства *Galium mite*.

По вертикальным осям: *а* — изменчивость густоты опушения, баллы, *б* — диаметр плода, мм; по горизонтальным осям то же, что и на рис. 4.

— Мерикарпии плодов морщинистые, со вздутым сочным перикарпием, светлые. беловатые, более 2.5 мм дл. . . . . 4.

2. Волоски опушения стеблей оттопыренные; листья в мутовках по 6 (редко по 7). как правило, распростертые перпендикулярно стеблю или слегка поникающие . . . . 3.

— Волоски опушения стеблей вниз направленные; листья в мутовках по 6—7 (8). обычно поникающие и прижатые к нижележащему междоузлию стебля . . . . *G. achurense*.

3. Листья до 2 мм шир.; цветоножки при плодах не растопыренные, расходящиеся под углом менее 90°; листья 18.1 мм дл. или более . . . . *G. mite*.

— Листья 2.1 мм шир. или более; цветоножки при плодах растопыренные, обычно расходящиеся под углом более 90°; листья до 18 мм дл. . . *G. azerbayjanicum*.

4. Соцветие на хорошо развитых генеративных побегах явственно щитковидное в верхней части, листья, как правило, опушенные, мерикарпии плодов 2.4—3.5 мм дл. . . . . *G. bullatum*.
— Соцветие на хорошо развитых генеративных побегах более или менее удлиненное, в верхней части не щитковидное, листья всегда голые, мерикарпии плодов мельче (не более 2.6—2.7 мм дл.) . . . . *G. armenum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балян С. П., Думитрашко Н. В. Древнее оледенение Армении // Информ. сб. о работах по Международному геофизическому году. Междуведомств. совещ. при географическом факультете Московского государственного университета и Институте географии Академии наук СССР по изучению оледенения Кавказа / Отв. ред. Н. В. Думитрашко, Г. К. Тушинский. М., 1964. № 10. С. 166—183.

Ehrendorfer F. Critical notes on Turkish *Rubiaceae* // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1958. Vol. 22. N 4. P. 323—401.

Ehrendorfer F., Schönbeck-Temesy E. New taxa of *Rubiaceae—Rubieae* from Iran // Pl. Syst. Evol. 1991. Vol. 174. P. 197—211.

Главный ботанический сад РАН
Москва

Получено 17 IV 1995

УДК 582.594.2(597)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© L. V. Averyanov

NEW SPECIES OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) FROM VIETNAM

Л. В. АВЕРЬЯНОВ. НОВЫЕ ВИДЫ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

During expeditions of 1995—1996 in the territory of Vietnam a number of orchids new for science were found. Part of them are described here. They are *Liparis conopea*, *L. emarginata*, *Phaius mishmensis* var. *tonkinensis*, *Coelogyne longiana*, *Appendicula gracilis*, *Bulbophyllum crassiusculifolium*, *B. ngoclinhensis*, *B. purpureifolium*, *Ione pallida*, *Gastrochilus minutiflorus* and *G. simplicilabius*.

This paper continues publication (Averyanov, 1996) of descriptions of new orchids discovered in inaccessible mountain regions of the North and South Vietnam during expeditions according to investigation programmes of USA National Geographic Society («Highland flora of the South Vietnam» project) and American Orchid Society (project «Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums»).

Liparis conopea Aver. sp. nov.

Epiphytic or epilite plant. Thin creeping stem forms 1-leaved, usually 3-nodal ovate-conical pseudobulbs up to 1.5 by 0.6 cm close to each other. Leaf sessile, narrowly elliptic, acute at the apex, conduplicate toward the base, 18—25 by 1.2—1.8 cm. Inflorescence erect, multi-flowered, sublax, not longer than leaves, 12—18 cm long; scape 4—6 cm long, slightly flattened and narrowly winged, about 2 mm wide, sometimes with 1—2 narrowly triangular sterile bracts; rachis up to 12 cm long. Flowers yellowish. Flower bracts narrowly triangular, acuminate at the apex, 1.5—3 by 0.5 mm, pedicel with ovary 7—8 mm long. Sepals lanceolate, reflexed, about 3 by 0.75 mm, obtuse; petals very thin, linear, reflexed, about 3 mm long, obtuse at apex. Lip about 2.5 mm long, 1 mm wide, basal part narrow channelled, with unclear vertical side lobes, nearly parallel to column, apical part turned down, 2-lobed at the apex, the epichile lobes shortly oblong, finely

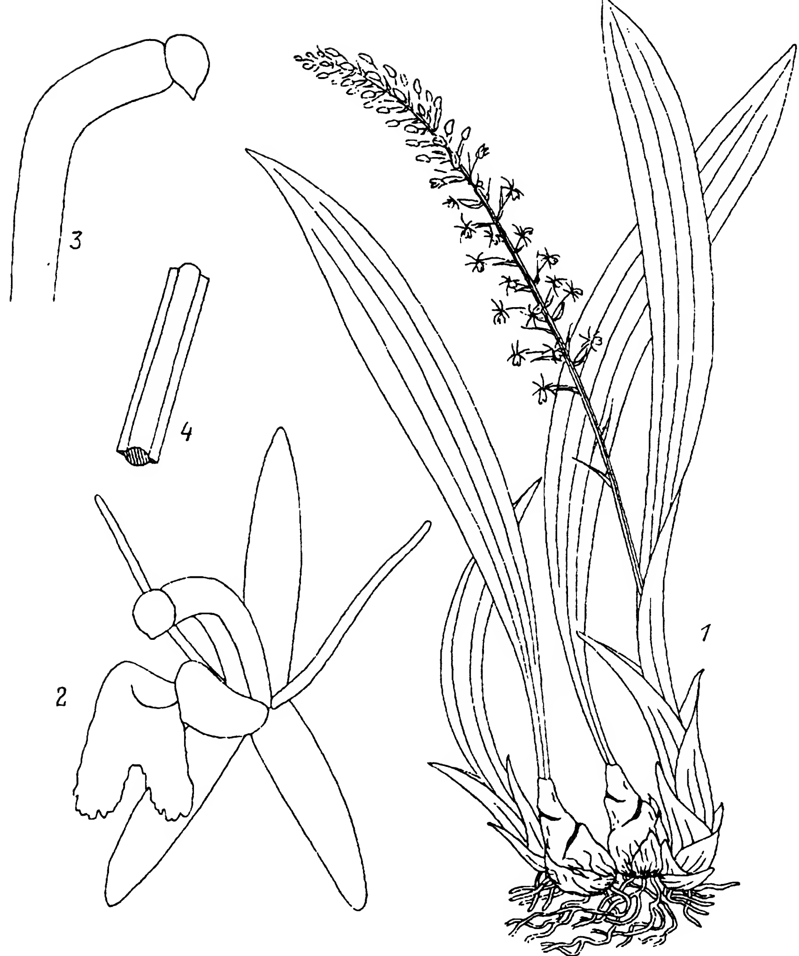


Fig. 1. *Liparis conopea.*
1 — flowering plant, *2* — flower, *3* — column, *4* — piece of scape.

toothed at the margin. Column about 1.25 mm long, bended near the middle, without lateral wings (fig. 1).

Superficially a new species looks like *Liparis manii* Reichenb. f., from which it differs in larger flowers, in unclear side lobes of the lip and in clearly 2-lobed epichile.

Affinitas. Species nova habitu *Liparidi manii* Reichenb. f. similis est, a qua floribus majoribus, labello lobis lateralibus distinctis destituto ac epichilio apice manifeste sinuato differt.

Yellowish subtle flowers of *Liparis conopea* resemble small mosquitoes crowded around inflorescence rachis, which appearance is reflected in species name.

L. conopea grows on shadow limestone outcrops and on vertical limestone cliffs in open evergreen mountain forests near the tops of limestone ridges or remnant mesas at 750—900 m alt. above sea level. Flowering observed in January.

Type: «N. Vietnam, Prov. Cao Bang, Distr. Tra Linh, Subdistr. Quoc Toan, open dry evergreen *Keteleeria davidiana* forest on tops of remnant limestone mountains at 800—900 m alt. near Thang Heng lake in environs of Thang Hen and Lung Tao villages. Epilite. Very common at 700—900 m alt. Flowers yellowish. N VH 2467, 4 I 1996. Coll. L. Averyanov etc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

Liparis emarginata Aver. sp. nov.

Epiphytic or epilite plant. Thin creeping stem forms 1-leaved, usually 3-nodial ovate-conical pseudobulbs up to 1.5 by 0.7 cm close to each other. Leaf sessile, narowly elliptic, acute at the apex, conduplicate toward the base, 20—25 by 2—2.5 cm. Inflorescence erect, multi-flowered, subdense, usually longer than leaves, 22—24 cm long; scape 5—7 cm long, slightly flattened and narrowly winged, about 2 mm wide, sometimes with 1—2 narrowly triangular sterile bracts; rachis up to 14—16 cm long. Flowers pale greenish, crowded, cucumber smelled. Flower bracts narrowly triangular, acuminate at the apex, 12—5 by 1—0.5 mm, pedicel with ovary 5—9 mm long. Sepals lanceolate, reflexed, about 5 by 1 mm; petals very thin, filiform, reflexed, about 5 mm long. Lip about 6 mm long, 5 mm wide, basal part narrow channelled, parallel to column, with 2 small hemispherical calli, apical part turned down, obovate, 2-lobed at the apex, the lobes rounded and finely toothed at the margin. Column about 2 mm long, bended near the apex, with two small semicircular lateral wings (fig. 2).

New species probably very close to *Liparis averyanoviana* Szlach., from which it differs in presence of semicircular lateral wings at the column apex, in two small hemispherical calli near base of the lip and in form of epichile. From also closely related *L. stricklandiana* Reichenb. f. our plant differs in retuse epichile and in 1-leaved pseudobulbs.

Affinitas. Species nova *Liparidi averyanovianae* Szlach. proxima est, a qua gynostemio apice alis lateralibus semiorbicularibus parvis praedito, labello basi incrassationibus duabus hemisphaericis ornato ac epichilii forma distat.

Species name means form of the epichile, which is clearly notched at the apex.

L. emarginata probably is a rare plant. It grows on mossy rocks and as epiphyte near base of trees in wet close evergreen mountain forests near the tops of shale mountain ridges at 1000—1200 m alt. Flowering observed in October—November.

Type: «N. Vietnam, Prov. Ha Giang, Distr. Bac Quang (Quan Ba), around 4 km to SW from Can Ty town. Secondary wet evergreen forest along top of shale mountain ridge at 1100—1150 m alt. Epiphyte on the base of trees. Flowers pale green, cucumber smelled. N HG 067, 27 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society on „Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums" programme» — LE (holo); HN (iso).

Phaius mishmensis (Lindl. et Paxt.) Reichenb. f. var. tonkinensis Aver. var. nov.

Some available plants from limestone areas of N. Vietnam, recorded in our collections as *Phaius mishmensis* actually differs from the type in the form and structure of the lip. Lip of these plants has no median long haired keel; only small haired callus near lip apex and sparse hairs on the disc usually present. Lip generally larger and some wider (usually 3 by 3 cm) with front margins much more wavy than in typical *P. mishmensis*. Sepals and petals of mentioned plants white (yellowish when old), lip light violet. Besides clear differences I prefer regard these plants under varietal rank before study of more material from the area. Morphology of sepals, petals and vegetative features of mentioned plants looks similar with typical *P. mishmensis*.

From *P. mishmensis* var. *mishmensis* our plant differs in lacking of median long haired keel, in presence of small haired callus at the center of epichile and in wery wavy it margin (fig. 3).

Affinitas. A varietate typica planta nostra labello carina mediali pilosa destituto, epichilio tuberculo centrali piloso ornato, margine valde undulato differt.

P. mishmensis var. *tonkinensis* is probably endemical plant for N. Vietnam area where it grows in different types of wet primary shadow forests on bluffy slopes of limestone mountains at 600—800 m alt. above sea level. Flowering observed in October.

Type: «N. Vietnam, Prov. Cao Bang, Distr. Tra Linh, Subdistr. Quoc Toan, wet shadow evergreen forest on N slopes of remnant limestone mountains at 650—750 m alt.



Fig. 2. *Liparis emarginata.*

1 — flowering plant; *2* — flower; *3* — lip, frontal view; *4* — column; *5* — piece of scape.

near Thang Heng lake in environs of Thang Hen and Lung Tao villages. Terrestrial herb up to 1.5 m high. Flowers white, then yellowish, the lip light violet. Not common. N CB 018, 22 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society on Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums programme» — LE (holo); HN (iso).

Varietal name reflects supposed area of distribution of new taxon.

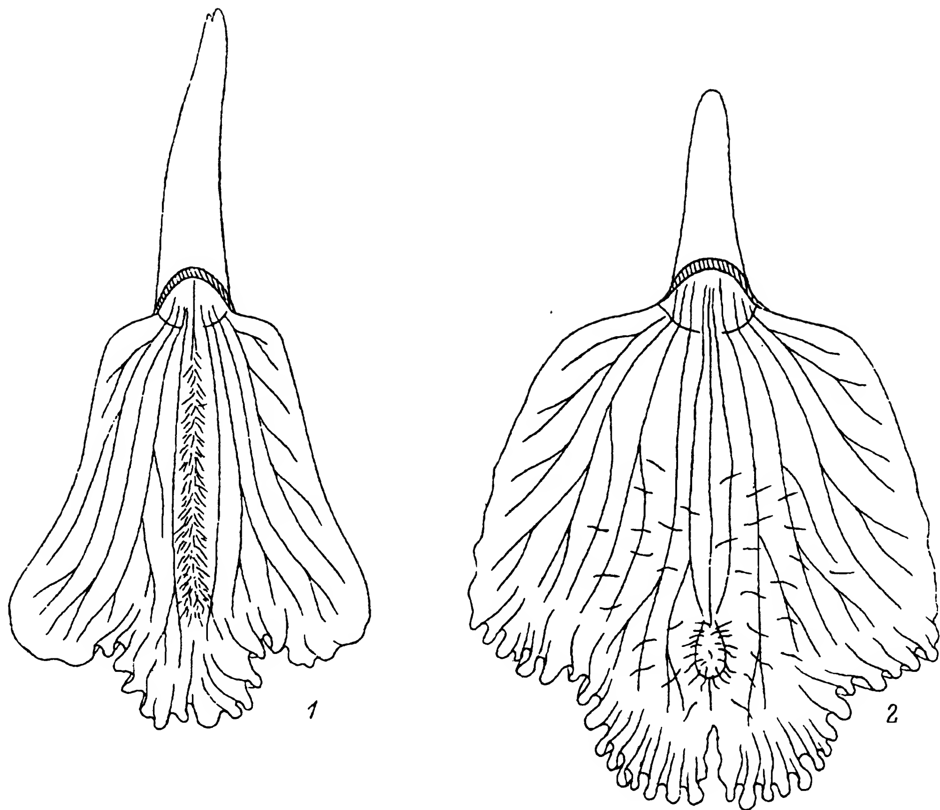


Fig. 3. *Phaius mishmensis* var. *mishmensis* and var. *tonkinensis*.

1 — lip of *P. mishmensis* var. *mishmensis* from S. Vietnam (Averyanov et al., VH 2327), 2 — lip of *P. mishmensis* var. *tonkinensis* (type).

Coelogyne longiana Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with stout creeping rhizome. Rhizome 5—8 mm thick, covered with rigid brownish scales. Pseudobulbs 3—4 cm distant, ovoid, 4—5 cm high, glossy green, covered at the base with large rigid brownish scales. Leaves sessile, elliptic, 8—18 by 1.5—3 (4) cm, rigid coriaceous, with only the midvein visible. Inflorescence hysteranthous, scape 8—20 cm, erect, rigid, green with brown tint, naked at the base, with a series of 8—18 distichous light brown glumae below lowermost flower. Rachis 3—6 cm long, fat, green, mostly with 4 odourless flowers, flower bracts white, caducous, 1.5—2 by 0.5—0.8 cm, pedicel with ovary about 1—1.5 cm long. Sepals ovate, acute at the apex, white or slightly yellowish-green, 1.3—1.5 by 0.5—0.6 cm; petals linear, very thin, white or slightly yellowish, 13—15 by 1 mm. Lip 3-lobed, about 1.5 cm long and 1.3 cm broad, yellowish-white; 2 lateral keels running from the base of lip to the top of epichile and very short rudimentary median keel at the base of the lip deep brown, straight, with generally entire margins; sidelobes large, vertical, ovate-triangular, white with brown nerves; midlobe broad obovate, truncate at the apex, with thin wavy edges, light brown. Column about 1 cm long, laterally winged, slightly curved and widened to the top (fig. 4).

Having studied new herbarium materials I follow now to the suggestion of Dr. G. Seidenfaden (1992 : 117) that Vietnamese plants related to *C. tenasserimensis* Seidenf. actually represent a new species. The name of this species is dedicated to Mr. Vu Ngok Long whose herbarium samples collected in Chu Yang Sinh mountain system of S. Vietnam were used for description of this taxon. From closely related *C. tenasseri-*

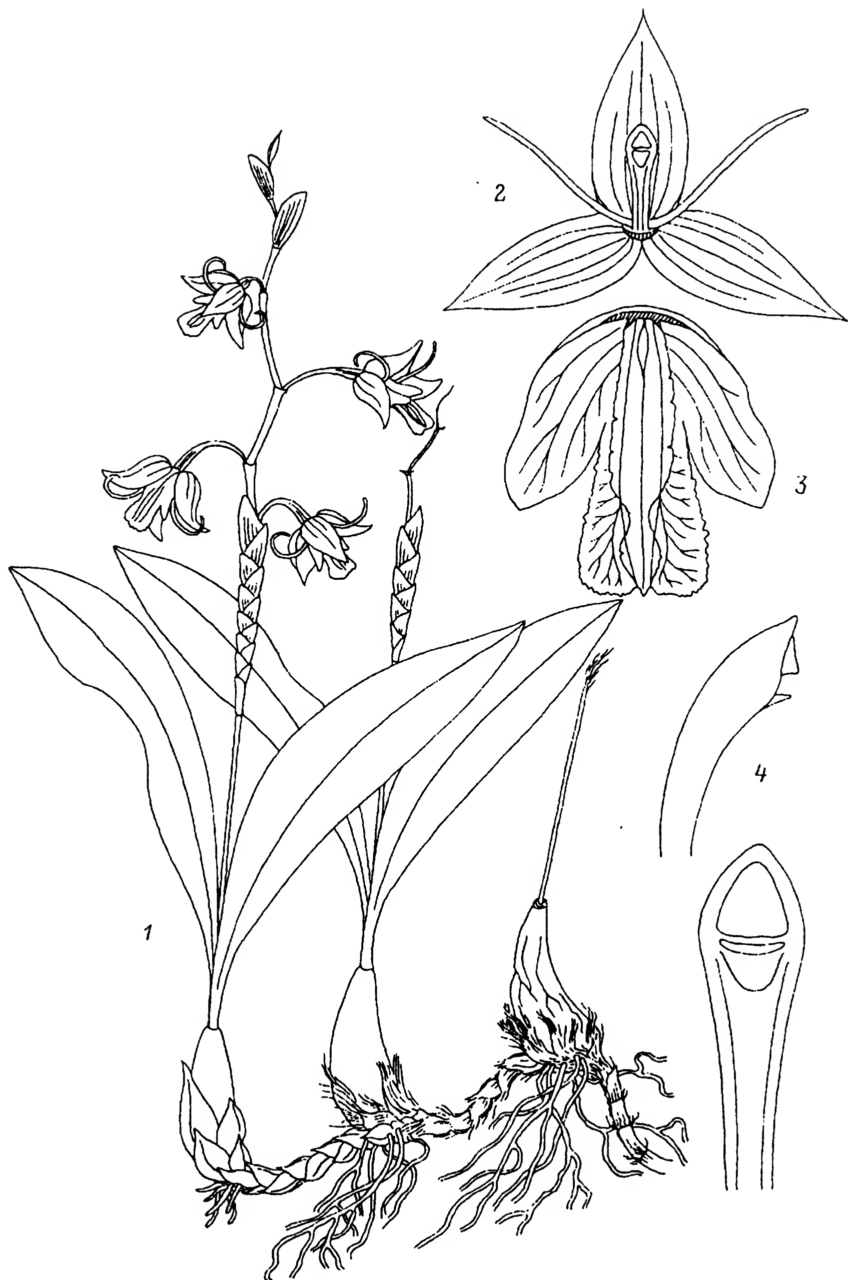


Fig. 4. *Coelogyne longiana.*

1 — flowering plant; *2* — unfolded sepals and lateral petals; *3* — lip, frontal view; *4* — column, side and frontal views.

mensis Seidenf. new species differs in straight keels having generally entire margins and in protruding, triangular obtuse sidelobes of the lip.

Affinitas. A specie maxime affini *Coelogyne tenasserimensi* Seidenf. species nostra carinis rectis aequimarginalibus et labelli lobis lateralibus triangulari-obtusiusculis valde prominentibus differt.

C. longiana probably is not too rare plant in mountain broad leaved primary forests of the S. Vietnam at 1100—1900 m alt. above sea level. Flowering observed in December—January.

Type: «S. Vietnam, Prov. Dac Lac. Chu Yang Sinh mountain system, 1900 m alt. Sepals and petals white, lip white with dark brown keels, brown epichile and brown stripes on side lobes. Sine N, I 1994. Coll. V. N. Long» — LE.

Paratypes: «Vietnam: prov. Lam Dong, Dalat, N LX-VN 0/110, 1984. Soviet-Vietnamese expedition» — LE; «S. Vietnam, Prov. Dac Lac. Chu Yang Sinh mountain system, 1400—1500 m alt. Sepals and petals white, lip white with dark brown keels, brown epichile and brown stripes on side lobes. Sine N, I 1994. Coll. V. N. Long» — LE; «S. Vietnam, Prov. Kon Tum, Distr. Dak Gley, about 12 km to N of Dak Gley town (24 km by road), near Mang Knen village. Primary wet mountain evergreen forest on slope of N exposition at 1100—1200 m alt. Epiphyte. Very rare. N VH 1673b, 14 XI 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, P. K. Loc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE.

Appendicula gracilis Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with hanging, much branched stem up to 1.5 m long. Leaves 10—12 by 3—5 mm, thin, sessile with articulation at the base, oblique to the stem, twisted at the base so that the blades all lie in one plane, elliptic or narrowly elliptic, the tips shortly bilobed, with small central seta. Inflorescences hanging, lateral or terminal, one flowered, about 8—10 mm long, with 4—6 narrow acuminate bracts. Flowers 4—5 mm long (from the tip of median sepal to the apex of mentum). Median sepal 1.5 (2) mm long, free, broadly ovate with acuminate tip; lateral sepals with long falcate tips and broad base, forming a mentum about 2 mm long, at right angles to the ovary. Petals about 2 by 1 mm, triangular-ovate, emarginate at apex, keeled at the back. Lip about 3.5—4 by 1 mm, jointed to the columnfoot by small appendage attached to lower lip surface towards the base, blade concave, without any keels, bended at the middle and strongly undulated at the margins, apex cordate with obtuse tip, slightly twisted to one side. Column short. Flower coloration unknown. Capsule broad ovate 4—5 by 2 mm (fig. 5).

New species looks like *Appendicula ovalis* (Schlechter) J. J. Smith (distributed in Malaysia, Java and Sumatra) from which it differs in smaller leaves, one flowered inflorescence, smaller flowers and in long narrow lip.

Affinitas. Species nostra *Appendiculae ovali* (Schlechter) J. J. Smith (in Malesia, ins. Java et Sumatra distributae) similis est, a qua foliis parvis, inflorescentia uniflora, floribus parvis et labello angusto longo differt.

A. gracilic grows epiphytically in deep and wet canyons on old trees in primary shadow evergreen mountain forests. This plant occurs on N and NW slopes of Ngoc Linh mountain system at 1000—1300 m alt. above sea level. Ripe capsules observed in November.

Type: «S. Vietnam, Prov. Kon Tum, Distr. Dak Gley, about 15—18 km to NW of Dak Gley town, near Mang Khen (Dak Che) village. Primary evergreen mountain very wet forest in deep canyon along stream at 1000 m alt. Epiphyte. Rare. N VH 1954, 24 XI 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, P. K. Loc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

Paratypes: «S. Vietnam, Prov. Kon Tum. Evergreen primary forest along stream on N slope of Ngoc Linh mountain system at 1200—1300 m alt. Epiphyte in very shadow place, pendant shoots up to 1.5 m lg. N VH 742, 15 III 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, P. K. Loc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE, HN, MO, AAU, P.

Species name reflects slender graceful habit of the plant.

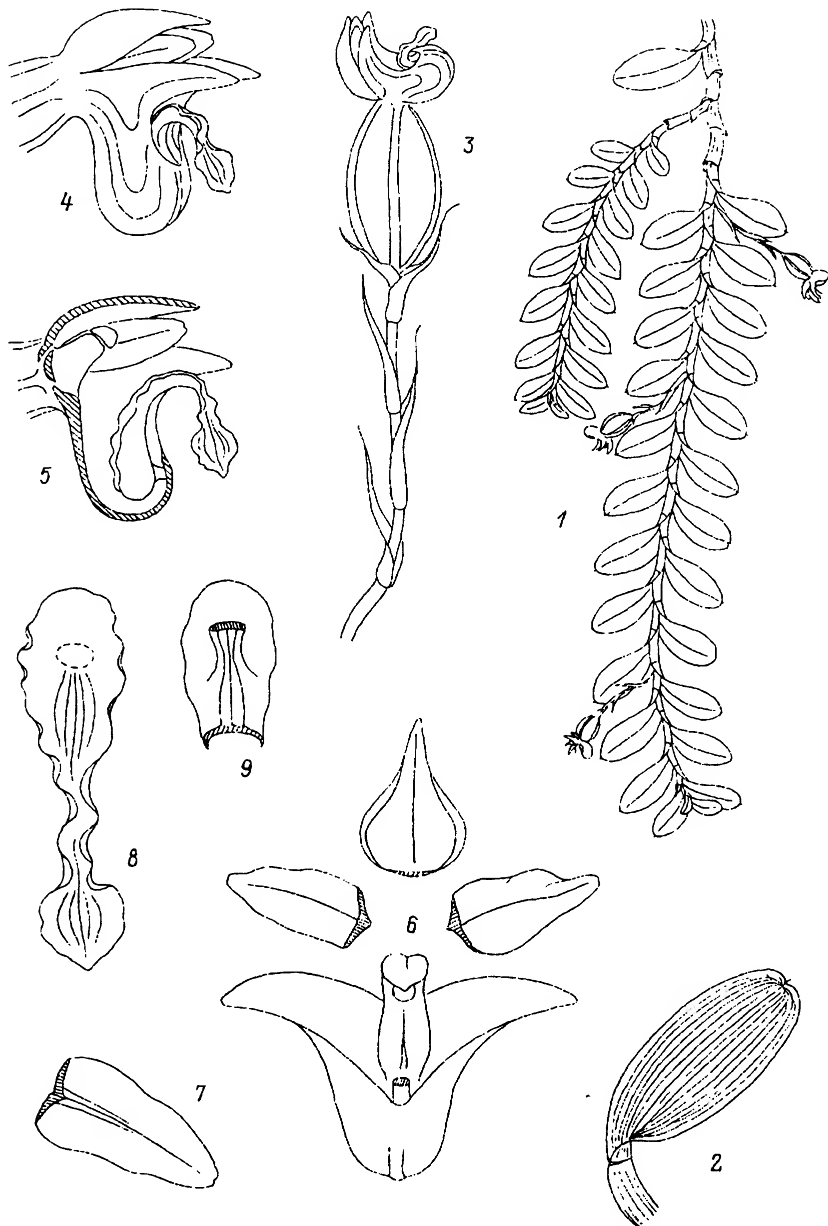


Fig. 5. *Appendicula gracilis.*

1 — part of plant with fruits; *2* — leaf; *3* — scape with fruit and lasting flower; *4* — flower, side view; *5* — side view of flower without lateral sepal and petal; *6* — unfolded sepals and lateral petals; *7* — petal, back view; *8* — unfolded lip; *9* — base of lip with appendage, view from below.

Bulbophyllum crassiusculifolium Aver. sp. nov.

Epiphytic plant without pseudobulbs, stems very short, erect, 1-leaved 2—4 mm high, covered at the base with small brownish sheaths, usually composed close together into 3—8 numbered groups. Leaves ovate or ovate lanceolate 15—20 by 7—10 mm, base with a very small petiole, succulent, about 2 mm thick, shortly bilobed at the apex. Scape

developed at the apex of stem, 8—10 mm long, usually a little shorter than the leaves, with 1—2 small flowers. Pedicel and ovary 2—3 mm long. Sepals and lateral petals pale yellow. Median sepal narrowly elliptic, about 4 by 1 mm, lateral sepals narrowly ovate with broad base, acute at the apex, 4—4.5 by 1.5 mm. Petals elliptic, about 1.5 by 0.3 mm, obtuse at the apex. Lip about 2—2.5 by 0.5 mm, lanceolate elliptical, truncate at the base, recurved, uniformly dull orange, epichile glabrous, having no keels. Column with small conical stelids. Capsule narrowly ovate, slightly bended, 4 by 1 mm (fig. 6).

New species probably very close to *Bulbophyllum mutabile* (Blume) Lindl. differing in short stems, long scape, glabrous lip and petals and thick succulent leaves. Like *B. mutabile* new species should be placed in Sect. *Aphanobulbon* Schlechter.

Affinitas. Species nova, ut videtur, *Bulbophyllo mutabili* (Blume) Lindl. proxima est, a quo caule brevi, pedunculo longo, labello ac tepalis lateralibus glabris necnon foliis succulentis crassis differt. Species nostra unacum *B. mutabili* ad sectionem *Aphanobulbon* Schlechter pertinet.

This rare plant grows epiphytically in lichen associations on highest branches of tall trees in primary wet mountain forests at 1000—1200 m alt. above sea level. Flowering observed in November.

Type: «S. Vietnam, Prop. Kon Tum, Distr. Dak Gley, about 12 km to N of Dak Gley town (24 km by road), near Mang Khen village. Primary wet mountain evergreen forest

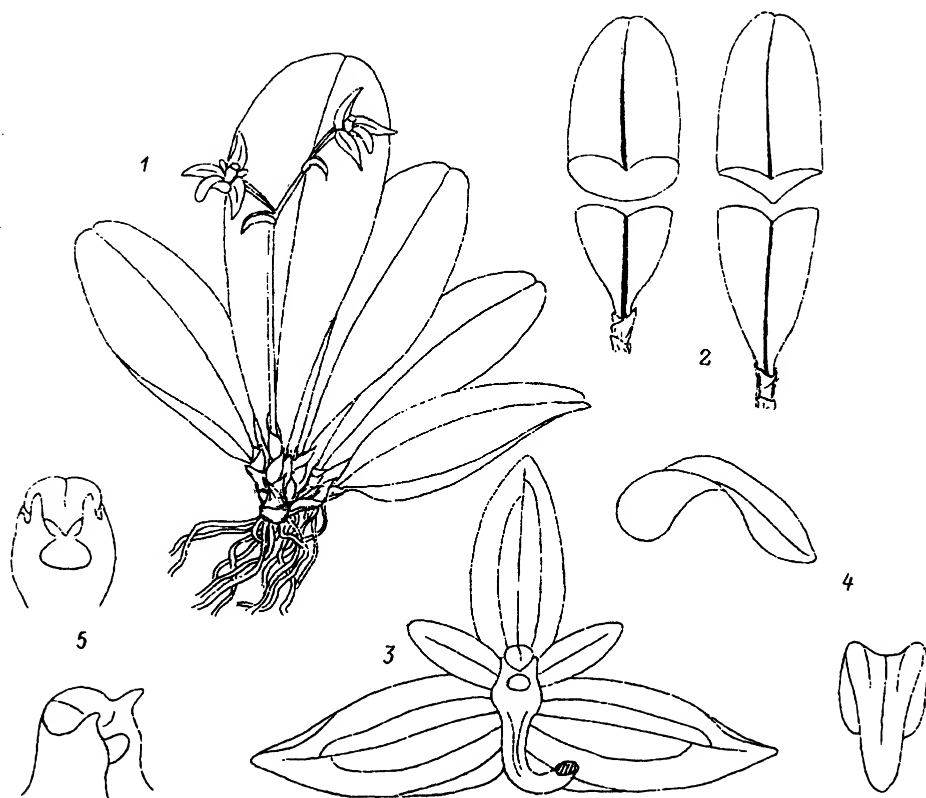


Fig. 6. *Bulbophyllum crassiusculifolium*.

1 — flowering plant; *2* — old and young leaves; *3* — flower with unfolded sepals and lateral petals; *4* — lip, frontal and side views; *5* — column, frontal and side views.

at 1100—1200 m alt. Epiphyte on tall trees. Flowers pale yellow. N VH 1797, 17 XI 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, P. K. Loc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

Species name reflects habit of thick succulent leaves.

Bulbophyllum ngoclinhensis Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with creeping rhizome. Pseudobulbs globular or globular ovoid, near 0.8—1 cm in diameter, covered at the base with sheaths, one leaved, usually composed close together. Leaves ovate or ovate lanceolate 12—20 by 7—8 mm, base with a small petiole, coriaceous, shortly bilobed at the apex. Scape developed at the base of pseudobulbs, 2—3 cm long, usually little shorter than the leaves with pseudobulbs, with 1—2 not too wide opening flowers. Pedicel and ovary 4—7 mm long. Tepals pale yellow, sometimes with pale orange midrib, pale yellow greenish base and pinkish tips. Sepals elliptic, about 8—10 mm long, 3 mm wide, blunt. Petals ovate, 6—7 mm long, 3—4 mm wide roundish at the apex. Lip about 3 mm long, 1 mm wide, lanceolate elliptical, truncate at the base, strongly curved, with brightly yellow base and red or purple brownish slightly inflated epichile having no keels. Column without stelids (fig. 7).

New species probably very close to *Bulbophyllum astelidum* Aver. differing in form and size of tepals, scape position and coloration of the lip. It might be placed in Sect. *Desmosanthes* (Blume) J. J. Smith but differs (with *B. astelidum*) from all species of this section in the absence of stelids on the apex of the column.

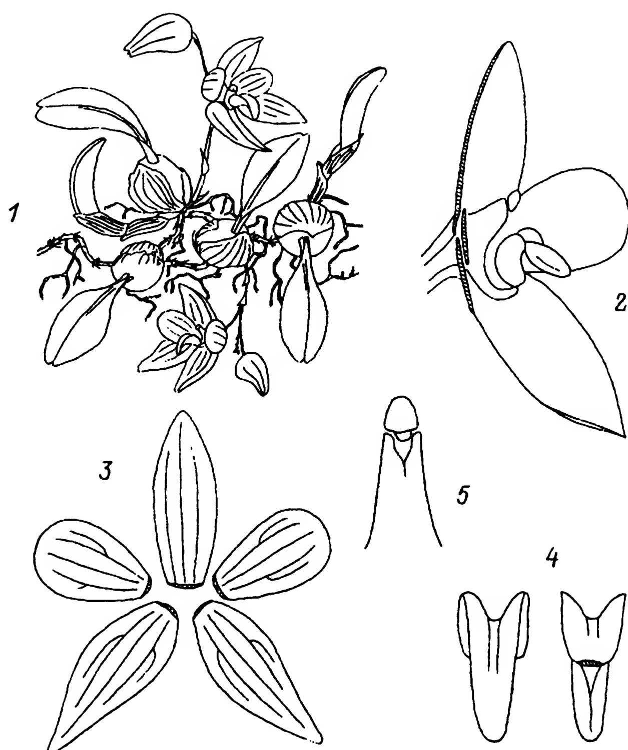


Fig. 7. *Bulbophyllum ngoclinhensis.*

1 — flowering plant; *2* — flower section; *3* — unfolded sepals and lateral petals; *4* — lip, frontal and back views; *5* — column.

A f f i n i t a s. Species nova, ut videtur, *Bulbophyllo astelido* Aver. simillima est, a quo tepalorum forma et dimensionibus, inflorescentiae positione necnon labelli coloratione differt. Haec planta ad sectionem *Desmosanthes* (Blume) J. J.Smith referri potest, sed (unacum *B. astelido*) a ceteris speciebus sectionis stelidiis apice columellae nullis distinguitur.

This rare plant grows epiphytically on large branches of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon and *P. dalatensis* de Ferre at 1700—2400 m alt. above sea level, especially on tops of mountain ridges. Flowering observed in March—April.

T y p e: «S. Vietnam. Prov. Kon Tum. Evergreen primary forest on N slope of Ngoc Linh mountain system at 1700—1800 m alt. Epiphyte on old tree of *Pinus kesiya*. Flowers yellowish. N VH 952, 24 III 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

P a r a t y p e s: «S. Vietnam. Prov. Kon Tum. *Ericaceae—Arundinaria* associations on top of ridges of mountain system near Ngoc Linh peak at 2400 m alt. Epiphyte on *Pinus dalatenensis*. Tepals lightly yellowish with pinkish tip of sepal, lip purple brownish. Not common. N VH 572, 7 III 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, P. K. Loc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE, HN, MO, AAU, P.

Species name means the locality name of its locus classicus.

Bulbophyllum purpureifolium Aver. sp. nov.

Epilitic, rare epiphytic plant with long-creeping rhizome. Rhizome 3—4 mm thick, internodes 1—1.5 cm long. Pseudobulbs 4—5 (12) cm apart, conical-ovate, about 2—4 cm long and 1.5—2 cm in diameter, sometimes irregular angled, shining green with purple tint, surrounded by numerous fibres at the base. Leaves rigid coriaceous, petiolate, petiole 1—3 cm long, leaf blade ovate, 7—15 by 2.5—6 cm, shortly bilobed at the apex, dark green or green with deep purple tint above, deeply purple-violet below. Scape developed at the base of pseudobulbs, 25—42 cm long, with 3—4 bracts, bears 1—6 flowers. Pedicel and ovary 1—1.5 cm long. Dorsal sepal broadly ovate, acute at the apex, hooded, 12—15 by 5—7 mm, cuspidate, with short sparsely fringed pointed lapex, brightly yellow with large bright purple spots and purple stripe outlining the margins; lateral sepals falcate, about 30 by 4—5 mm, connate at the base (with their allied margins) and in their terminal half (with their opposite edges), the synsepalum however notched at the apex, shining, brightly, orange-brown; petals broadly lanceolate, falcate, 9—11 by 3 mm, finely fringed, lemon yellow with bright purple stripe outlining the edges; lip about 8—10 mm long, 3—4 mm wide, lanceolate elliptical, truncate at the base, strongly curved, pale yellow, with brightly yellow apex and brightly orange center, without any keels. Column pale yellow with fine purple spots in front, about 3—4 mm long, with large falcate stelids 5—7 mm long at the apex, each lateral column wing bears triangular tooth near the middle. Operculum yellow, with finely dentate front edge. Capsule about 5 by 1.5 cm (fig. 8).

Bulbophyllum purpureifolium differs from other species of Sect. *Cirrhopetalum* (Lindl.) Reichenb. f. in unusual large falcate stelids and in lateral columnar wings bearing specific large triangular teeth at their middle. Leaves dark green with deeply purple tint above and violet below are very typical for this species.

A f f i n i t a s. A speciebus *Bulbophylli* sect. *Cirrhopetali* (Lindl.) Reichenb. f. adhuc notis planta nostra stelidiis falciformibus longissimis ac gynostemio denticulis duobus manifestis antrorsum directis ad latera praedito differt.

Bulbophyllum purpureifolium occurs abundantly on bluffy rock slopes in open light primary forests on tops of karst limestone ridges and remnant limestone mesas at 750—1000 m alt. This epilite plant having large brightly coloured flowers, has some prospects for ornamental cultivation. Flowering observed in October—November.

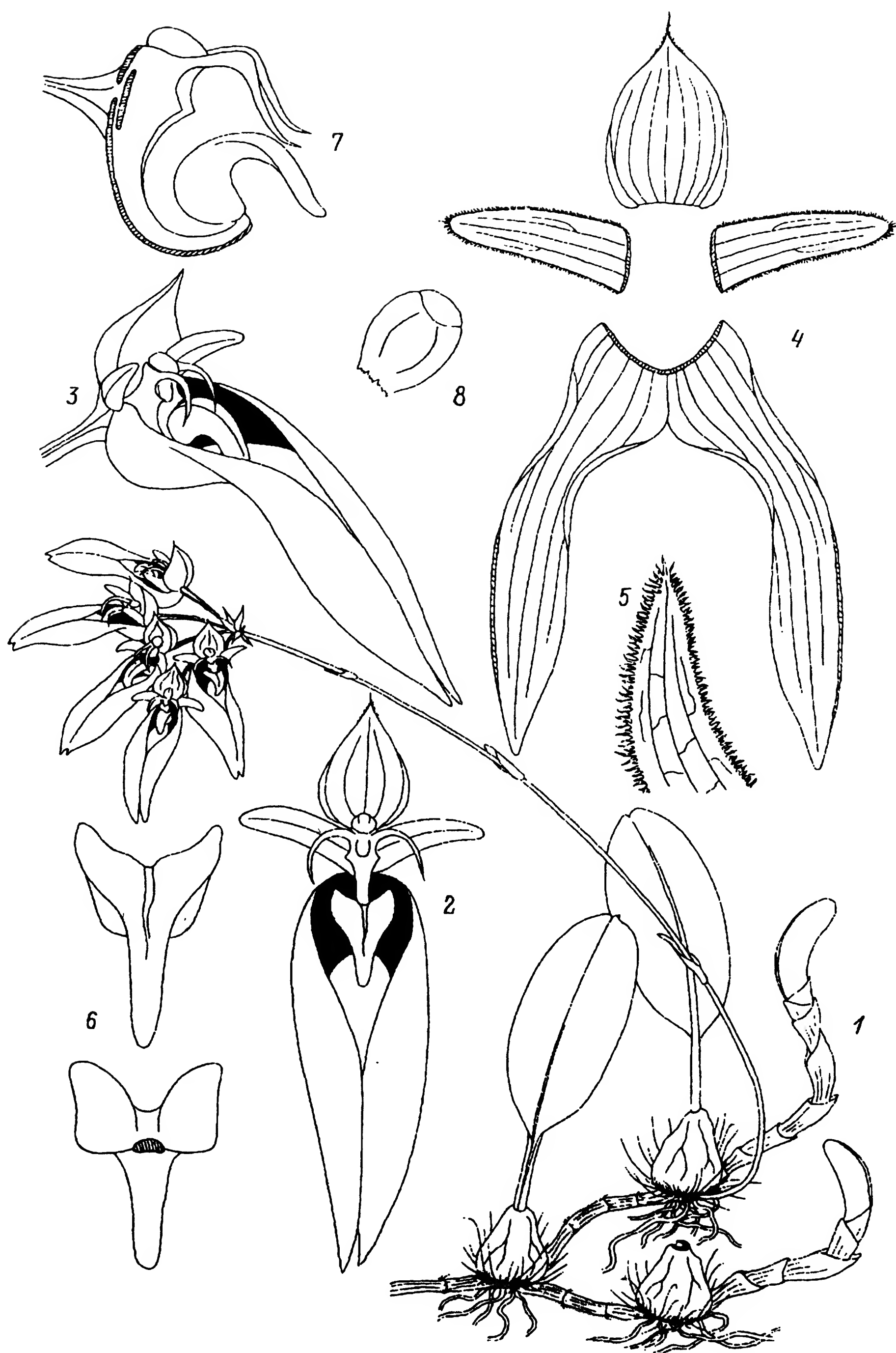


Fig. 8. *Bulbophyllum purpureifolium.*

1 — flowering plant; *2* — flower, frontal view; *3* — flower, side view; *4* — unfolded sepals and lateral petals; *5* — apical part of the petal with high magnification; *6* — lip, frontal and back views; *7* — column and lip, side view; *8* — operculum, view from above.

T y p e: «N. Vietnam, Prov. Ha Giang, Distr. Bac Quang (Quan Ba), around 8 km to N from Can Ty town. Primary open dry evergreen forest near top of remnant limestone mountain at 800—850 m alt. Epilite on open rocks. Abundant. Flowers yellowish-brown, petals yellow with purple stripes. N HG 58, 27 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society (Exploration of endangered vietnamese Paphiopedilums Project)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

P a r a t y p e s: «N. Vietnam, Prov. Cao Bang, Distr. Tra Linh, Subdistr. Quoc Toan, open dry evergreen *Keteleeria davidiana* forest on tops of remnant limestone mountains at 850—900 m alt. near Thang Heng lake in environs of Thang Hen and Lung Tao villages. Epiphyte, not common, N CB 35, 23 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society (Exploration of endangered vietnamese Paphiopedilums Project)» — LE, HN, MO, AAU, P; «N. Vietnam, Prov. Ha Giang, Distr. Bac Quang (Quan Ba), near Quyet Tien village. Primary dry shadow evergreen forest near top of remnant limestone mountain at 900—1000 m alt. Epilite on open rocks. Flowers yellow-purple-brown, leaves deeply violet below. N HG 85, 27 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society (Exploration of endangered vietnamese Paphiopedilums Project)» — LE, HN, MO, AAU, P; «N. Vietnam, Prov. Hoa Binh, Distr. Tung Khe. Primary evergreen mountain forest on vertical rock cliffs near the top of limestone ridge at 750—800 m alt. Epilite. Leaves below violet. Abundant. N VH 2445, 30 XII 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE, HN, MO, AAU, P.

Species name reflects leaf colour.

Ione pallida Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with long-creeping rhizome. Rhizome about 3 mm thick, internodes 0.8—1 cm long. Pseudobulbs 3—4 cm apart, broad-ovate or subspherical, about 1.5 cm high, yellowish-green. Leaves coriaceous, shortly petiolete, petiole, 0.4—0.7 cm long, leaf blade narrowly ovate, 4—6 by 0.8—1.2 cm. Scape developed at the base of pseudobulbs, 0.8—1 cm long, with 6—8 yellowish-grey bracts 3—4 by 6—12 mm, bears usually 2 flowers. Pedicel with ovary 10—12 mm long. Sepals narrowly ovate, acuminate at the apex, 18—23 by 4—5 mm, pale yellowish; petals narrowly triangular, 13—15 mm long and about 2 mm wide, white long papillose along margins near the base, lightly pale brownish, slightly irregularly warty (when dry?); lip subcircular, cup shaped, about 3 mm in diameter, with long pointed terete apex 2 mm long, pale yellowish with brown lateral sides, without any keels. Column pale yellowish with broad base, about 3 mm long, operculum pale yellowish (fig. 9).

Our plant is closely related to *Ione andersonii* King et Pantl., differing in large flowers with relatively small lip.

A f f i n i t a s. Planta nostra *Ionae andersonii* King et Pantl. affinis est, a qua floribus magnis, labello tamen sat parvo differt.

I. pallida grows epiphytically in primary mountain broad leaved forests at 1900 m alt. above sea level. Flowering observed in January.

T y p e: «S. Vietnam, Prov. Dac Lac. Chu Yang Sinh mountain system, 1900 m alt. Sepals yellowish-white, petals pale light browhish, lip pale yellowish with brown spot in each lateral side. Sine N, I 1994. Coll. V. N. Long» — LE.

Species name reflects pale flower colour.

Gastrochilus minutiflorus Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with pendant stem up to 15 cm long. Leaves lanceolate, falcate, heavily purple-violet spotted or almost entirely purple-violet, 4—7 by 0.6—1.2 cm, sessile with articulation at the base, the tips acuminate. Inflorescence short subumbellate raceme, usually with 3—8 flowers, bracts small triangular. Sepals and petals yellow with

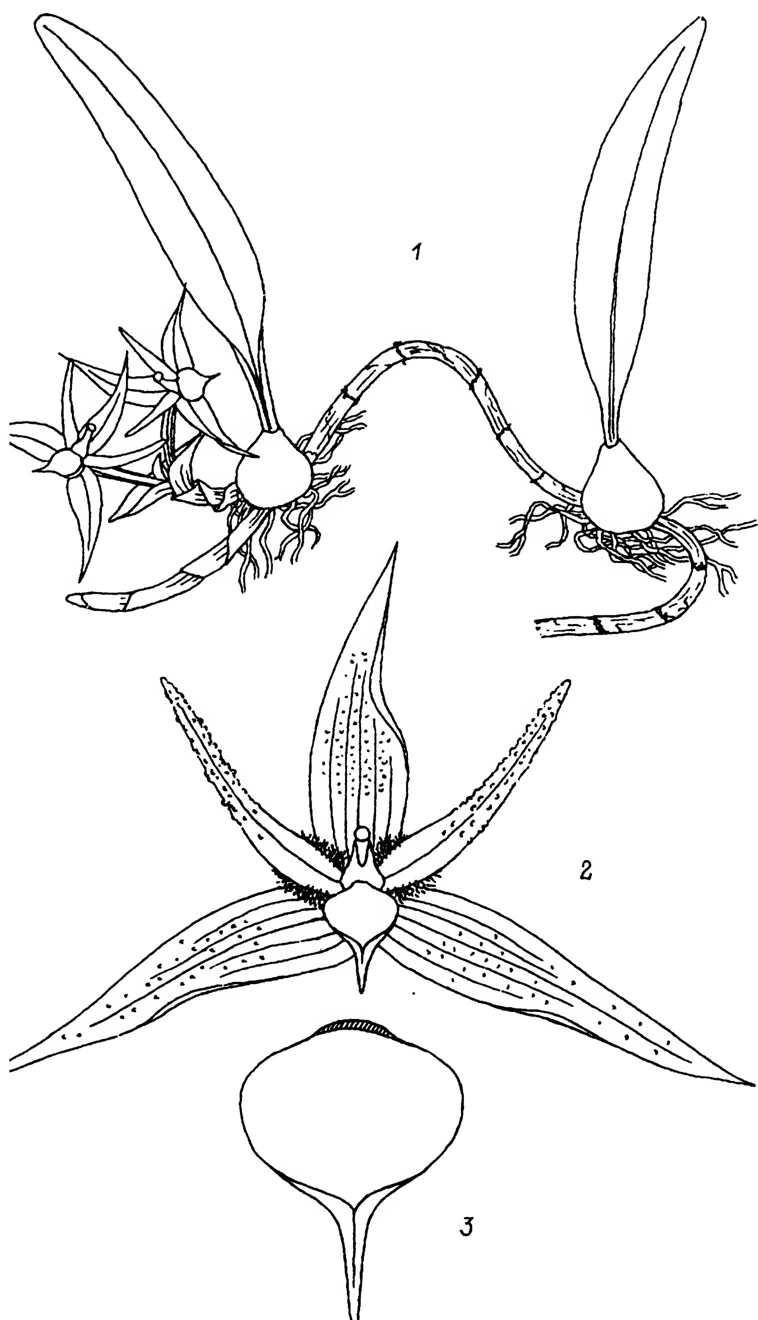


Fig. 9. *Ione pallida.*

1 — flowering plant; *2* — flower, frontal view; *3* — lip, frontal view.

orange-red spots, 2—2.5 mm long, obtuse at the apex, the sepals 1 mm wide, the petals slightly narrower. Hypochile subglobose, 2 mm long and 2 mm wide, yellowish white, with straight purple-violet side margins having no side lobes; epichile triangular, about 1 mm long and 2 mm wide at the base, with white membranous lateral wings, central part of the epichile yellow or pale yellowish-brown with fine orange-brown spots, glabrous with entire or irregular finely toothed white edges. Column lightly yellow with fine red or purple-violet marks, operculum pale yellow. Capsule 1.5—1.8 by 0.5—0.7 cm (fig. 10).

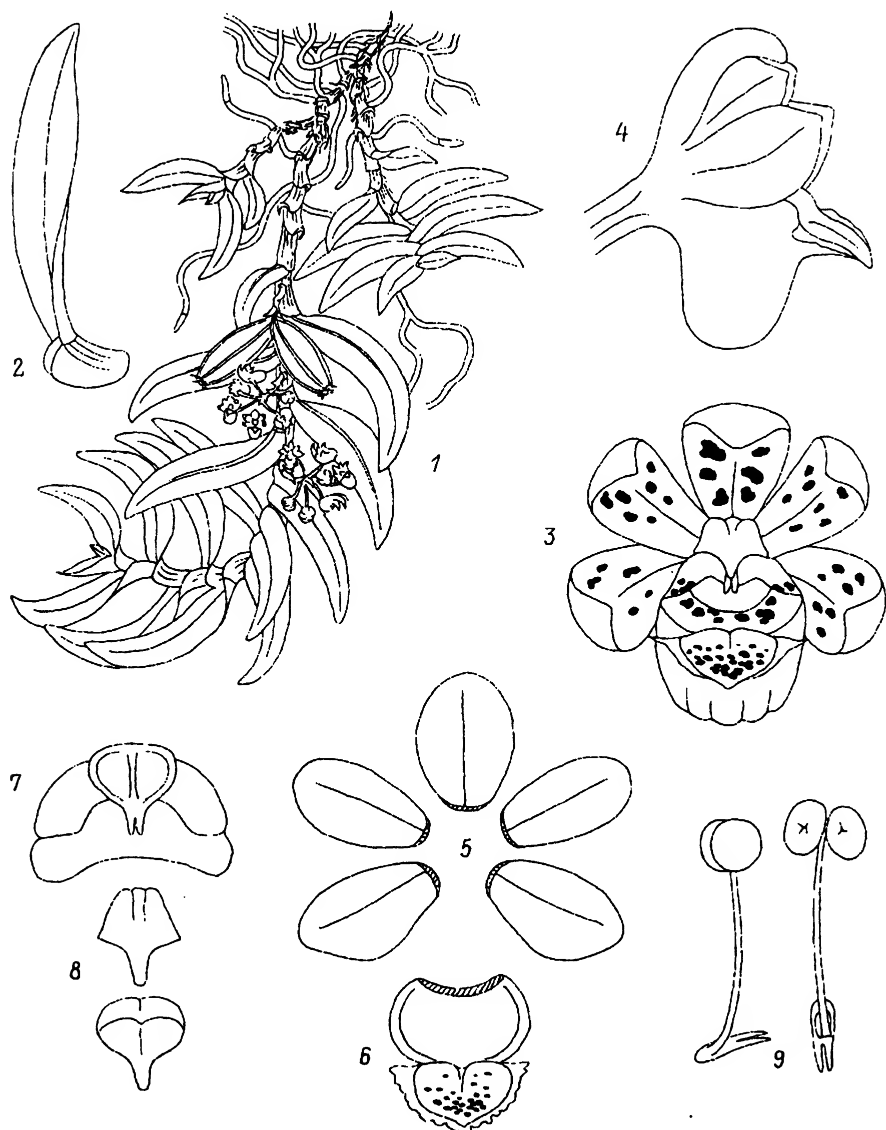


Fig. 10. *Gastrochilus minutiflorus.*

1 — flowering plant; *2* — leaf; *3* — flower, frontal view; *4* — flower, side view; *5* — unfolded sepals and lateral petals; *6* — lip, view from above; *7* — column, frontal view; *8* — operculum, frontal view and view from below; *9* — pollinarium.

New species may be close to *Gastrochilus acutifolius* (Lindl.) Kuntze, *G. intermedius* (Griff. ex Lindl.) Kuntze and *G. minor* Seidenf. From all known species of the genus *G. minutiflorus* distinctly differs in unusually small flowers. Superficially this species in it's vegetative habit looks similar to *Malleola insectifera* (J. J. Smith) J. J. Smith et Schlechter.

Affinitas. Species nova probabiliter *Gastrochilo acutifolio* (Lindl.) Kuntze, *G. intermedio* (Griff. ex Lindl.) Kuntze et *G. minori* Seidenf. propinqua est; ab omnibus speciebus generis notis floribus minutissimis manifeste distat.

G. minutiflorus grows epiphytically on old gnarled broadleaved trees (mostly on *Quercus* sp. sp.) in open evergreen mountain forests on the tops of limestone remnant mesas at 750—900 m alt. above sea level. Ecologically this rare plant is probably associated with *Keteleeria davidiana* forests which have very rich and highly specific orchid flora. Flowering observed in October and March—May.

Type: «N. Vietnam, Prov. Cao Bang, Distr. Tra Linh, Subdistr. Quoc Toan, open dry evergreen *Keteleeria davidiana* forest on tops of remnant limestone mountains at 850—900 m alt. near Thang Heng lake in environs of Thang Hen and Lung Tao villages. N CB 009, 21 X 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep, D. D. Huyen. International Botanical Expedition of the American Orchid Society on „Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums" programme» — LE (holo); HN (iso).

Species name reflects it's unusually small flowers.

Gastrochilus simplicilabius Aver. sp. nov.

Epiphytic plant with pendant stem up to 15 cm long. Leaves lanceolate, 12—17 by 1.2—1.5 cm, sessile with articulation at the base, the tips very unequally bilobed. Inflorescence short sometimes subumbellate raceme, with 3—6 flowers, bracts small triangular. Sepals and petals yellow with numerous small brownish-purple spots, about 5 mm long, obtuse at the apex, the sepals 2—2.5 mm wide, the petals slightly narrower. Hypochile subglobose or subovate, 5—5.5 mm long and 4 mm wide, externally yellow with small brownish-purple spots, with much reduced side lobes, epichile small triangular, 1—1.5 mm long and 2 mm wide at the base, yellow with fine brownish-purple sports, glabrous (or slightly tuberculate) with entire edges and rather membranaceus lateral wings. Column and operculum yellowish white (fig. 11).

New species in it's vegetative features and flower coloration looks very much close to widely distributed *Gastrochilus calceolaris* (Buch.-Ham. ex J. E. Smith) D. Don but differs from it in smaller flowers and in small glabrous epichile with entire margins. Epichile of such type have very few SE. Asian representatives of the genus (*G. pseudodistichus* (King et Pantl.) Schlechter, *G. patinatus* (Ridl.) Schlechter and *G. hainanensis* Tsi) which can not be regarded to be related to *G. simplicilabius* due to their very different vegetative structure.

Affinitas. Species nova notis vegetativis ac floris coloratione *Gastrochilo calceolari* (Buch.-Ham. ex J. E. Smith) D. Don, plantae divulgatae, maxime affinis videtur, a quo floribus minoribus et epichilio parvo glabro marginibus aequali distat.

G. simplicilabius grows epiphytically in shadow primary evergreen mountain forests. This plant probably is not rare on N and NW slopes of Ngoc Linh mountain system at 1500—1700 m alt. above sea level occurring often together with more common *G. calceolaris*. Flowering observed in March—April.

Type: «S. Vietnam. Prov. Kontum. NW slopes of Ngoc Linh mountain system at 1600 m alt. Open evergreen primary forest. Epiphyte on old trees along mountain stream. Flowers yellow with purple-brownish spots. N VH 296, 23 II 1995. Coll. L. Averyanov etc. International Botanical Expedition of the USA National Geographic Society (grant N 5094-93)» — LE (holo); HN, MO, AAU, P (iso).

Species name means simple structure of the lip.

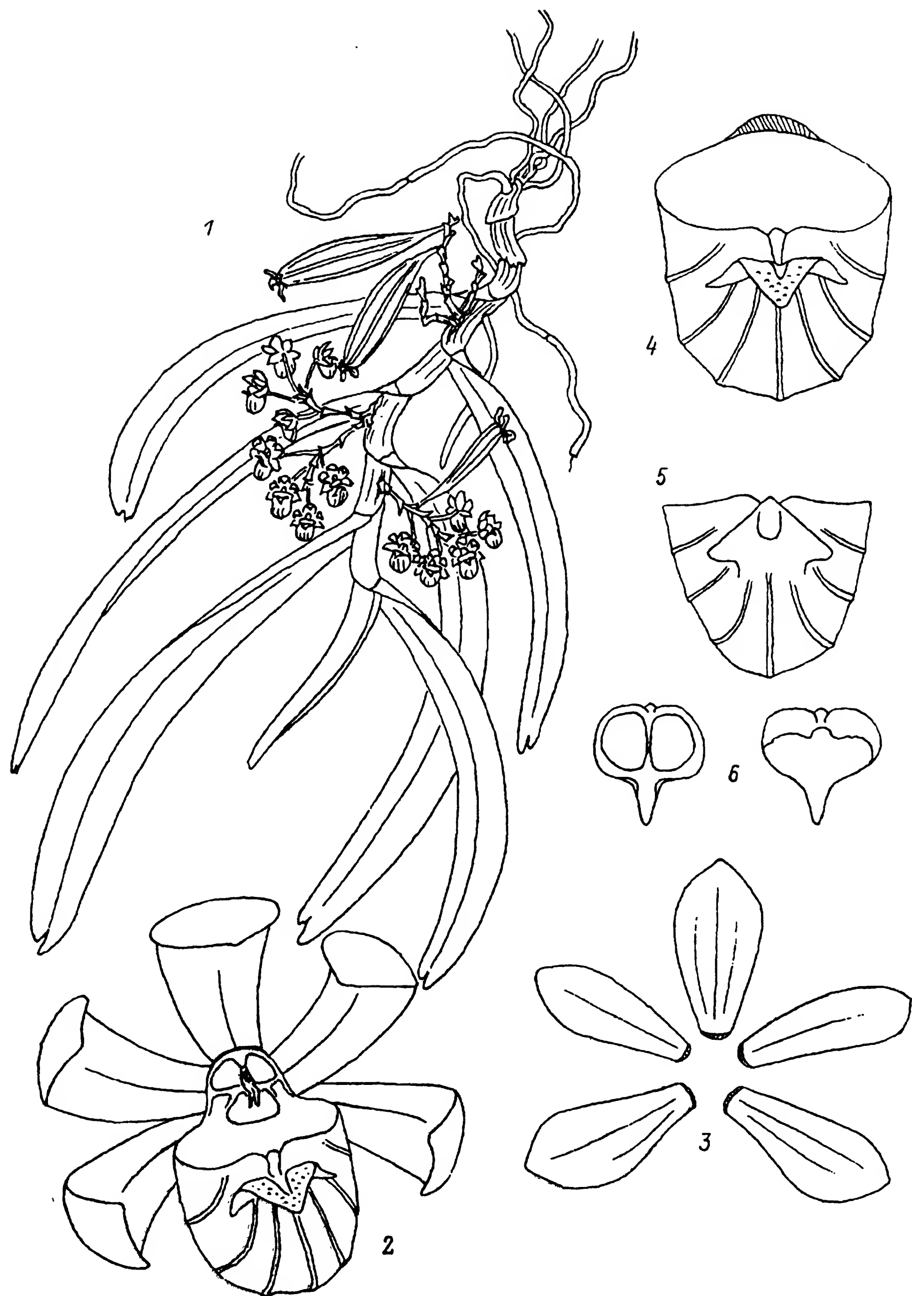


Fig. 11. *Gastrochilus simplicilabius.*

1 — flowering plant; *2* — flower; *3* — unfolded sepals and lateral petals; *4* — lip, frontal view; *5* — lip, view from below; *6* — operculum.

The studies, the results of which are presented in this paper, are supported in part by American Orchid Society (Grant programme «Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums») and by National Geographic Society of USA (Grant programme N 5094-93, «Highland flora of the South Vietnam»).

LITERATURE CITED

Averyanov L. V. New species of orchids (*Orchidaceae*) from Vietnam // Bot. Journ. (St. Petersburg). 1996. T. 81. N 10. P. 73—83.

Seidenfaden G. The orchids of Indochina // Opera Botanica. 1992. N 114. P. 1—502.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 11 VII 1996

РЕЗЮМЕ

В работе приведены описания 10 новых видов и одной разновидности орхидных (*Orchidaceae*), найденных во Вьетнаме во время экспедиций 1995—1996 гг., проводимых по исследовательским программам Национального географического общества США и Американского общества любителей орхидей. Описываемые таксоны — *Liparis conopea* (габитуально сходен с *Liparis mannii*, от которого отличается более крупными цветками, отсутствием выраженных боковых долей губы и отчетливо выемчатым на верхушке эпихилием), *Liparis emarginata* (наиболее близок к *Liparis averyanoviana*, от которого отличается наличием небольших боковых полуокруглых крыльев на верхушке колонки, наличием двух полусферических утолщений в основании губы и формой эпихилия), *Phaius mishmensis* var. *tonkinensis* (от типовой разновидности отличается отсутствием опушенного срединного киля на губе цветка, наличием выраженного опушенного бугорка в центре эпихилия и сильно волнистым его краем), *Coelogyne longiana* (от наиболее близкого *Coelogyne tenasserimensis* отличается прямыми килями с ровными краями и крупными, сильно выступающими треугольно-туповатыми боковыми долями губы), *Appendicula gracilis* (сходен с *Appendicula ovalis*, отличается маленькими листьями, 1-цветковым соцветием, маленькими цветками и длинной узкой губой), *Bulbophyllum crassiusculifolium* (наиболее близок к *Bulbophyllum mutabile*, отличается коротким стеблем, длинным цветоносом, голой поверхностью губы и боковых лепестков, а также толстыми суккулентными листьями), *Bulbophyllum ngoclinhensis* (близок к *Bulbophyllum astelidum*, отличается формой и размером листочков околоцветника, положением соцветия и окраской губы), *Bulbophyllum purpureifolium* (от всех видов sect. *Cirrhopetalum* отличается необычайно крупными серповидными стелидиями и боковыми крыльями колонки, каждое из которых несет посередине крупный треугольный зубец), *Ione pallida* (вид близок к *Ione andersonii*, отличается крупными цветками с относительно маленькой губой), *Gastrochilus minutiflorus* (может быть близок к *Gastrochilus acutifolius*, *G. intermedius* и *G. minor*, отличается от всех известных видов рода очень мелкими цветками), *Gastrochilus simplicilabius* (наиболее близок к *Gastrochilus calceolaris*, отличается более мелкими цветками и маленьким голым эпихилием с ровными краями).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.65)

© **В. А. Ефимова, А. Л. Комжа, К. П. Попов**

НОВЫЕ НАХОДКИ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

V. A. EFIMOVA, A. L. KOMZHA, K. P. POPOV. NEW RECORDS OF THE ADVENTIVE PLANTS IN THE CENTRAL CAUCASUS

Приведено 7 новых для Центрального Кавказа заносных видов, относящихся к 7 родам 6 семейств покрытосеменных.

Рост антропогенного воздействия на растительный покров Центрального Кавказа способствует усилению процессов синантропизации флоры. Наблюдается увеличение доли адвентивного элемента во флоре региона. Проведенные исследования позволили выявить ряд новых для Центрального Кавказа заносных видов. Отмечены случаи проникновения в горную часть региона адвентивных видов, типичных для предгорных равнин.

Acalypha australis L. Приводится впервые для Центрального Кавказа. В соседних регионах Северного Кавказа известен ряд местонахождений вида, ближайшее из которых расположено в г. Грозном (Галушко, 1980а).

Установлены многочисленные местонахождения вида в населенных пунктах Северной Осетии на предгорной равнине, где он является преимущественно рудералом. Большинство находок сделано в г. Владикавказе в высотном диапазоне 670—720 м над ур. м. На улицах старой части города *A. australis* изредка встречается как рудеральное в трещинах асфальтового покрытия тротуаров у стен домов: пл., 15 X 1982, 23 X 1991, 22 VIII, 30 VIII 1994, А. Л. Комжа; цв., пл., 8 IX 1992, 1 IX 1994, он же; в рудеральных сообществах на стройплощадках, пл., 23 IX 1991, он же; на разрушенных кирпичных стенах, вег., 10 X 1994, он же. Изредка на садово-огородных участках, цв., VII 1985, В. А. Ефимова (к настоящему времени в таких местообитаниях стал обычен); на клумбах и в теплицах, цв., 19 VII 1994, А. Л. Комжа; пл., 29 VIII, 2 X 1994, он же.

Вид отмечен также к северу от Владикавказа: в окр. с. Михайловское на садово-огородных участках, около 600 м над ур. м., пл., 3 IX 1994, В. Н. Бируля.

Особый интерес представляет единичная находка *A. australis* в горной части региона, свидетельствующая о тенденции вида к дальнейшему расширению ареала и диапазона высотного распространения: Алагирское ущелье, пос. Мизур, в рудеральном сообществе у Военно-Осетинской дороги, 1000 м над ур. м., пл., 17 X 1989, А. Л. Комжа, И. В. Бируля.

Ambrosia trifida L. Приводится для многих пунктов Предкавказья, в том числе для равнин и предгорий Северной Осетии, Ингушетии и Чечни, где вид был впервые отмечен в 1974 г. (Никитин, 1983). В Краснодарском крае известен с 1957 г. (Косенко, 1970).

На Центральном Кавказе *A. trifida* пока еще не так широко распространен, как *A. artemisiifolia* L., но имеет тенденцию к дальнейшему расселению. Так, с середины

80-х годов вид наблюдается на окраинах Владикавказа на пустырях, садовых участках, обочинах дорог, изредка в жилых кварталах, 650—720 м над ур. м. (X 1984. X 1991, В. А. Ефимова; 27 VII 1994, А. Л. Комжа).

Помимо типичной формы *A. trifida* довольно обычна *f. integrifolia* (Muhl.) Fern. (5 X 1994, 30 IX 1995, А. Л. Комжа). Единично отмечена форма с сильно рассеченными листьями.

Отмечено проникновение вида в горную часть региона. В августе 1995 г. он появился на приусадебных участках в с. Харисджин Куртатинского ущелья Северной Осетии (бассейн р. Фиагдон, 1400 м над ур. м.), куда был завезен с сеном из района станицы Курской Ставропольского края.

Asclepias syriaca L. Для Центрального Кавказа приводится впервые. В 30—40-е годы в Краснодарском крае существовали плантации этого гуттаперченоса, в то время считавшегося перспективным источником сырья. После того как был налажен выпуск синтетического каучука, культура была заброшена, вид одичал и широко распространился по Северному Кавказу (Косенко, 1970; Крутенко, 1989). Вместе с тем, в новейших сводках, достаточно полно отражающих видовой состав адвентивной флоры Северного Кавказа (Галушко, 1978, 1980а, б; Никитин, 1983), вид отсутствует. Следует также отметить, что И. С. Косенко (1970) ошибочно приводит этот травянистый многолетник в качестве однолетника.

Вид отмечен в составе рудеральных ценозов в ряде пунктов Северной Осетии (в горах, предгорьях и на равнинах), а также в Кабардино-Балкарии и представлен многочисленными островными популяциями: в окр. г. Владикавказа, где известен с 60-х годов, найден на северо-восточной окраине в рудеральных сообществах у складов, перевалочных баз, заводов, на высоте около 650 м над ур. м., 13 VIII 1989, 13 IX 1990, И. Т. Кучиев, А. Л. Комжа; к северу от г. Владикавказа, вдоль ж.-д. полотна до пос. Заводского, в составе фрагментов рудеральной растительности на выгонах, 620—650 м над ур. м. В указанных местонахождениях, а также на восточной окраине города отмечены многочисленные, обильно плодоносящие популяции *A. syriaca*, нередко формирующего на обширных пространствах монодоминантные рудеральные ценозы. Гораздо менее обилен он на южной окраине города: на клумбах, цв., 17 VIII, 24 VIII 1990, Л. К. Комжа; 26 VI 1994, А. Л. Комжа. Рядом на выгонах в течение ряда лет наблюдаются немногочисленные угнетенные особи вида, не достигающие генеративной фазы.

A. syriaca отмечен как рудеральное растение во многих других пунктах предгорной зоны: с. Октябрьское, в парке, а также на его южной окраине, изредка (И. Т. Кучиев, устное сообщение); к северу от с. Дзуарикау, на южной окраине г. Беслан, и др. Встречается также на Притеречной равнине: Моздокский р-н, левобережье р. Терек к северу от с. Сухотское, а также на сопредельной территории Кабардино-Балкарии, вдоль ирригационных каналов, на высоте более 150 м над ур. м. (А. В. Георгиев, личное сообщение).

Отмечено внедрение *A. syriaca* в подверженные антропогенному воздействию естественные растительные сообщества. Островная популяция вида площадью до 3 000 м² существует в 1 км к западу от с. Майрамадаг на выпасаемых лугах близ свалки, 580 м над ур. м., цв., VIII 1992, И. Т. Кучиев; 13 VII 1994, И. Т. Кучиев, А. Л. Комжа.

Наблюдается проникновение *A. syriaca* в горную часть региона вплоть до северного подножия Скалистого хребта. Локальная популяция вида найдена в Алагирском ущелье на левобережье р. Ардон, на окраине курорта Тамиск, 715 м над ур. м., пл., 3 VIII 1989, К. П. Попов. Известна также островная популяция вида в долине р. Терек у с. Балта, около 820 м над ур. м.

Euphorbia dentata Michx. Приводится впервые для Северной Осетии и восточной части Центрального Кавказа. Отмечен на ж.-д. путях в г. Владикавказе: 670 м над ур. м., цв., пл., 15 IX 1990, А. Л. Комжа, Т. И. Линева; 10 X 1991, А. Л. Комжа;

31 VII, 30 VIII, 3 IX 1994, он же (спорадически); г. Алагир, на обочине Военно-Осетинской дороги, 640 м над ур. м., цв., пл., 7 VIII 1991, А. Л. Комжа (единично). Вид устойчив к сильному загрязнению субстрата горюче-смазочными материалами, но плохо переносит вытаптывание.

Впервые на Северном Кавказе (и впервые в СССР) *E. dentata* был найден в 1968 г. в Пятигорске А. Д. Михеевым (1971).

Hibiscus trionum L. На предгорных равнинах Центрального Кавказа указан в основном как сорняк (Горбачев, 1932; Кушхов, 1974; Галушко, 1980а). Первые находки вида в регионе принадлежат И. Я. Акинфиеву (Кисловодск, 29 VII 1886, LE) и В. В. Марковичу (Осетия, окр. с. Магометановское, 18 VIII 1900, LE).

Местонахождения этого вида отмечены нами на предгорной равнине в Северной Осетии: с. Октябрьское, на куче привозного чернозема, около 650 м над ур. м., цв., X 1989, 4 XI 1990, И. Т. Кучиев; окр. с. Заманкул, в посевах люцерны, 480 м над ур. м., цв., VII 1992, он же (личное сообщение); южная окраина г. Владикавказа, на пустыре, 715 м над ур. м., 6 VIII 1994, А. Л. Комжа, И. В. Бируля; окр. с. Гизель, по сорным местам. Найден также на сопредельной территории Предкавказья в районе г. Моздок. Во всех отмеченных местонахождениях вид редок, отмечался не ежегодно.

Впервые отмечено появление вида в горной части Центрального Кавказа: бассейн р. Фиагдон, Куртатинское ущелье, северные окрестности пос. Верхний Фиагдон, близ с. Барзикау, единично среди рудеральной растительности, 1200 м над ур. м., цв., X 1975, В. А. Ефимова. Изредка *H. trionum* встречается в северных отрогах Лесистого хребта: подножие горы Дурафтуан, у южной окраины г. Алагир, среди рудеральной растительности близ Военно-Осетинской дороги, около 650 м над ур. м., цв., пл., 27 X 1989, Л. А. Гусева, А. Л. Комжа (в данном пункте вид периодически отмечается нами с начала 80-х годов).

Salvia lancifolia Gray (*S. reflexa* Hornem.). Приводится впервые для горной области Центрального Кавказа, а также для предгорий восточной его части как сегетальное растение. Северная Осетия, Алагирское ущелье, пос. Мизур, в посевах близ Военно-Осетинской дороги, 1000 м над ур. м., цв., 17 VIII 1993, А. Л. Комжа; в 2 км к северу от с. Цалык, подножие южного склона Сунженского хр., в посевах кукурузы, а также на пустырях, около 450 м над ур. м., цв., 23 VII 1991, В. А. Ефимова. Ранее вид был указан для предгорных равнин западной части Центрального Кавказа (Галушко, 1980б).

Thladiantha dubia Bunge. Приводится впервые для горной части Центрального Кавказа. Отмечено проникновение этой лианы с предгорной равнины в область Лесистого хребта и его натурализация в пойменных древесно-кустарниковых массивах левобережной части долины р. Ардон в Северной Осетии: южная окраина г. Алагир, 650 м над ур. м., цв., 24 VI 1989, С. К. Алексеев; между г. Алагир и курортом Тамиск, в сероольшанике, 670—680 м над ур. м., 5 IX 1989, К. П. Попов.

В предгорьях региона вид известен с конца XIX в. по сборам Акинфиева из Кисловодска (12 VI 1982, LE) и Алагира (25 VII 1903, LE). В г. Владикавказе и его окрестностях вид известен как рудеральное и сопутствующее картофелю трудноистребимое сегетальное растение по крайней мере со второй половины 20-х годов (Горбачев, 1932). Между тем, *T. dubia* не приводится ни в одной из вышедших за последние полвека значительных региональных флористических сводок, хотя в них достаточно полно представлена сорная флора (Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Галушко, 1978—1980, и др.).

В настоящее время *T. dubia* спорадически, небольшими популяциями, встречается во многих населенных пунктах Северной Осетии на предгорной равнине, занимая в основном однотипные местообитания на хорошо удобренных почвах у оград приусадебных участков, реже на свалках: г. Алагир, близ турбазы, на ограде, 630 м над ур. м., цв., 23 VII 1983, А. Л. Комжа, Л. Г. Савельева; там же, на ограде под стенами

бывшего серебросвинцового завода-крепости, формирует монодоминантное сообщество, цв., 22 VII 1991, А. П. Хохряков, А. Л. Комжа; с. Суадаг, на ограде приусадебного участка, около 650 м над ур. м., вег., 13 X 1992, А. Л. Комжа; г. Ардон, на оградах приусадебных участков, 420 м над ур. м., обычно, вег., 16 X 1992, он же (обычен также на восточной окраине города в рудеральных сообществах на пустыре); с. Эльхотово, на оградах, 310 м над ур. м.

Ареал вида неуклонно расширяется. Новые местонахождения *T. dubia* периодически отмечаются во Владикавказе: на южной окраине города, в рудеральных сообществах и по заборам на садовых участках, местами отмечен в подверженных антропогенному воздействию природных ценозах, 700—730 м над ур м., 15 IX 1991, 6 VIII 1993, А. Л. Комжа; 27 IX 1992, И. В. Бируля, А. Л. Комжа; 16 VIII 1993, они же; на западной окраине города, в садах, цв., IX 1992, они же, и др.

Изредка *T. dubia* встречается вне населенных пунктов: вдоль шоссе Владикавказ—Ардон между ст. Архонской и с. Мичурино, 480 м над ур м., вег., 16 X 1992, А. Л. Комжа. Это — наиболее крупная в регионе популяция. Натурализовавшийся там вид формирует монодоминантные сообщества среди придорожной травяной растительности и древесно-кустарниковых посадок на протяжении нескольких сотен метров.

Компактные популяции *T. dubia* в течение длительного времени прочно удерживают занимаемые биотопы и, если почва не подвергается механической обработке, занимаемая ими территория очень медленно увеличивается. Более интенсивному распространению вида препятствует отсутствие семенного размножения, поскольку все известные нам в регионе популяции представлены лишь мужскими особями (данная особенность была отмечена еще Б. Н. Горбачевым). В этих условиях вид размножается только вегетативно (клубнями).

Образцы вышеперечисленных видов хранятся в гербарии Северо-Осетинского заповедника (г. Алагир) и в личном гербарии В. А. Ефимовой. Дублеты переданы в LE.

Авторы признательны А. П. Хохрякову и Д. В. Гельтману за помощь в идентификации ряда гербарных образцов, И. Т. Кучиеву — за оказанное содействие в поисках новых для региона видов.

Работа выполнена при поддержке Международного фонда «Культурная инициатива».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 318 с.; 1980а. Т. 2. 351 с.; 1980б. Т. 3. 328 с.

Горбачев Б. Н. Сорно-полевая растительность и меры борьбы с нею в зоне ГЗОС // Тр. Горской зональной кукурузно-соево-картофельной опытной станции. Сер. 1. Орджоникидзе, 1932. Вып. 3. С. 1—51.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Крутенко Е. Г. Ваточник на Северном Кавказе, его использование и охрана // Природно-ресурсный потенциал горных районов Кавказа. Грозный; Сочи, 1989. С. 112.

Кушхов А. Х. Два новых вида в КБАССР // Вопросы ботаники. Вып. 1. Нальчик, 1974. С. 13—15.

Михеев А. Д. Euphorbia dentata Michx. — американское сорное растение в Советском Союзе // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1643—1644.

Никитин В. В. Сорные растения СССР. Л., 1983. 454 с.

Северо-Осетинский университет
Владикавказ
Северо-Осетинский заповедник
Алагир

Получено 26 III 1996

SUMMARY

The article gives information on 7 new adventive species of the Central Caucasus and its regions. They are: *Acalypha australis* L., *Ambrosia trifida* L., *Asclepias syriaca* L., *Euphorbia dentata* Michx., *Hibiscus trionum* L., *Salvia lancifolia* Gray, *Thladiantha dubia* Bunge. Some species of plain expanded into the mountains.

УДК 581.9(470.3) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 3

© В. Г. Папченков, А. А. Бобров, Е. В. Чемерис, М. А. Борисова, Э. В. Гарин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ВЕРХНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

V. G. PAPCHENKOV, A. A. BOBROV, E. V. CHEMERIS, M. A. BORISOVA, E. V. GARIN.
THE FLORISTIC RECORDS IN THE UPPER VOLGA REGION

Сообщается о находках 50 видов сосудистых растений, из которых 3 являются новыми для Верхнего Поволжья в целом, 13 — новыми для отдельных его областей и 34 — редкими для региона.

Флористические исследования, проведенные в 1995 г. на территориях Вологодской, Тверской и Ярославской областей, а также материалы гербария Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) позволили выявить ряд новых таксонов сосудистых растений и дополнить сведения о распространении некоторых видов, редких для флор данных областей. Приводимые материалы расположены в алфавитном порядке. При цитировании этикеток коллектор указан только в случае, когда находка сделана не авторами сообщения. Названия таксонов даны по С. К. Черепанову (1995).

Acer campestre L. г. Ярославль, склон ж.-д. полотна между станциями Ярославль-Московский и Полянки, 30 VII 1995. Вид черноземной полосы, в Ярославской обл. является заносным и отмечается впервые (Определитель..., 1986).

Aethusa cynapium L. Ярославская обл., г. Рыбинск, на газоне, 31 VII 1995. Вид также заносный, для флоры области был известен по находке в г. Ярославле (Определитель..., 1986).

Agropyron cristatum (L.) Beauv. Ярославская обл., г. Рыбинск, обочина автодороги у ж.-д. моста, 9 VII 1995. Адвентивное растение, отмеченное ранее только в окр. г. Ярославля (Определитель..., 1986).

Agrostis vinealis Schreb. Вологодская обл., Череповецкий р-н, Дарвинский государственный заповедник (ДГЗ), д. Борок, сухой сосновый бор, 20 VI 1995. Граница массового распространения этого степного и лесостепного вида доходит до р. Оки, севернее вид встречается лишь в сухих сосновых борах и на приречных песках по долинам крупных рек. Это первая находка данного вида на территории ДГЗ и в Вологодской обл. (Немцева, Немцева, 1987; Орлова, 1993). Ближайшие местонахождения вида известны из Тверской обл. по р. Медведице (Нотов, 1994).

Allium oleraceum L. Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Григорово, на песчаном высоком берегу р. Звана, 29 VI 1995. Редкий в Тверской обл. вид, известный по находкам в долине р. Волги (Невский, 1952).

A. schoenoprasum L. Ярославская обл., Угличский р-н, остров на Рыбинском водохранилище в окр. д. Спирково, 20 VI 1994; там же, луг на полуострове в устье р. Корожечны, 20 VI 1994. Находки этого вида с территории Ярославской обл. в последнее время единичны, поскольку распространенные в прошлом пойменные луковые луга были затоплены водами Рыбинского водохранилища (вдхр.) (Леонтьев, 1949).

A. waldsteinii G. Don fil. г. Ярославль, газон на Волжской набережной близ речного вокзала, 13 VII 1995. Новый для Ярославской обл. вид. Указан для юга Верхне-Волжского флористического района (Омельчук-Мякушенко, 1979).

Amoria fragifera (L.) Roskov. г. Ярославль, ж.-д. полотно между станциями Ярославль-Главный и ст. Полянки, 25 VII 1995. Редкий заносный вид в Ярославской обл., отмечался только в Ростовском р-не у оз. Неро (Определитель..., 1986).

Anisantha tectorum (L.) Nevski. Ярославская обл., Некрасовский р-н, песчаный обрыв по берегу р. Волги близ с. Диево-Городище, 15 VIII 1995; Некоузский р-н, ст. Шестихино, ж.-д. пути, 1 VII 1995. Заносный вид, известный в Ярославской обл. только из восточных районов (Определитель..., 1986).

Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, обочина автодороги, 6 IX 1994. Редкий адвентивный вид ранее отмечался в Ярославском и Рыбинском районах (Определитель..., 1986).

Artemisia dubia Wall. Ярославская обл., г. Рыбинск, пустырь около молокозавода, 20 X 1995. Новый для Ярославской обл. вид, известный из Тверской, Московской и Калужской областей (Губанов и др., 1995).

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link. Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Орда, песчаная коса в русле р. Сыроверки, 27 VI 1995. Новое местонахождение редкого в Тверской обл. вида (Невский, 1952) указывает на его распространение и на севере области.

Bromus commutatus Schrad. Ярославская обл., Рыбинский р-н, обочина автодороги на д. Селишки, 17 VII 1994. Новый заносный вид для флоры Ярославской обл. Для Верхней Волги он отмечался по р. Оке (Цвелев, 1974).

Campanula cervicaria L. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. д. Сельцо-Макарово, обочина лесной дороги, 14 VIII 1993. Редкий в области вид, ранее отмечавшийся для южных Переславского и Ростовского районов (Определитель..., 1986).

C. sibirica L. Ярославская обл., Некоузский р-н, луг на берегу Рыбинского водохранилища напротив с. Глебово, 20 VI 1994. Сибирский «подтаежный» вид, изредка встречаемый в восточных и южных районах Ярославской обл. в долине р. Волги (Определитель..., 1986). На западе области еще не отмечался.

Carex × pannewitziana Figert. Вологодская обл., Череповецкий р-н, ДГЗ, окр. д. Лоши, на кочках топи в среднем течении р. Лоши, 5 IX 1995. Этот гибридогенный вид впервые указывается для флоры ДГЗ и в целом для флоры Вологодской обл. Ближайшее его местонахождение в Тверской обл. (Папченков, Лисицына, 1992).

Chaenorhinum minus (L.) Lange. Ярославская обл., Переславский р-н, ж.-д. пути на 168-м км около ст. Рязанцево, 9 VIII 1995. Данный заносный вид на территории области был известен лишь из городов Ярославля (Определитель..., 1986) и Ростова (Гусев, 1977). По-видимому, здесь он еще не столь широко распространен, как в некоторых соседних областях (Гусев, 1977).

Chenopodium strictum Roth. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. д. Сельцо-Макарово, обочина автодороги, 9 VII 1995. Новый для Ярославской обл. и Верхнего Поволжья вид. Ближайшее его местонахождение на северо-востоке Костромской обл. (Прилепский, Карпухина, 1994).

Clematis recta L. Ярославская обл., Пошехонский р-н, д. Сосновец, обочина дороги, 9 VIII 1995. Редкий в Ярославской обл. вид, распространенный по долинам рек, ранее был встречен в расположенных южнее Рыбинском и Угличском районах (Определитель..., 1986).

Conium maculatum L. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. д. Ковыкино, насыпь дороги, 13 VII 1995. Специальные поиски этого достаточно распространенного на европейской территории России вида привели пока лишь к одной находке, видимо, его следует считать редким для Ярославской обл.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. пос. Песочное, откос шоссе Ярославль—Рыбинск, 30 VIII 1995. Третья находка вида с территории области, раньше он был встречен в г. Рыбинске и в окр. г. Ярославля (Папченков, Лисицына, 1993).

Drosera anglica Huds. Ярославская обл., Угличский р-н, болото Великий Мох в 7 км севернее устья р. Улеймы, 6 VII 1995; Большесельский р-н, Белозерское болото, 27 VII 1992, Н. Шляпникова, И. Хабарова. Редкий в Ярославской обл. вид, отмечавшийся ранее для северных районов. Новые находки свидетельствуют о распространении вида и в центре области (Определитель..., 1986).

Drosera × obovata Mert. et Koch. Ярославская обл., Угличский р-н, болото Великий Мох в 7 км севернее устья р. Улеймы, 6 VII 1995. Гибридогенный вид, впервые собран в Ярославской обл.

Epilobium roseum Schreb. Ярославская обл., Мышкинский р-н, окр. с. Еремейцево, берег ручья, 25 VII 1995. В настоящее время вид интенсивно вытесняется из своих мест обитания *E. ciliatum* Rafin. и другими близкими к последнему видами и становится очень редким.

Jovibarba sobolifera (Sims) Opiz. Ярославская обл., Угличский р-н, сухой сосняк у устья р. Улеймы, 22 VII 1993; Рыбинский р-н, окр. с. Спас, белоусник, 26 V 1994. Редкий в Ярославской обл. вид, приводившийся для востока и юга территории (Определитель..., 1986).

Hordeum jubatum L. Ярославская обл., г. Рыбинск, ж.-д. полотно у элеватора, 25 VI 1995. Заносный вид, уже отмечавшийся для железных дорог из окр. г. Ярославля и с запада области (Определитель..., 1986).

Hottonia palustris L. Ярославская обл., Тутаевский р-н, расширение ручья близ д. Ильинское, 7 VI 1995, Е. Захаров; Мышкинский р-н, окр. д. Ломки, старица в долине р. Репицы, 25 VII 1995. Редкость вида на территории области обусловлена уничтожением его мест обитания.

Kochia scoparia (L.) Schrad. Ярославская обл., Переславский р-н, ж.-д. пути около ст. Рязанцево, 9 VIII 1995; г. Ярославль, Московский вокзал, ж.-д. пути, 25 VII 1995. Это новые местонахождения адвентивного растения, недавно впервые отмеченного в Ростовском р-не (Папченков и др., 1996).

Lepidium campestre (L.) R. Br. Ярославская обл., Некоузский р-н, ст. Волга, ж.-д. насыпь, 5 IX 1995. Редкий заносный вид, ранее отмеченный для окр. г. Ярославля (Определитель..., 1986).

Lunaria rediviva L. Вологодская обл., Череповецкий р-н, окр. д. Шулма, долина р. Шулма, 29 VI 1995. Вторая находка вида в области. Впервые он был здесь найден в 1979 г. в окр. д. Токи Устюженского р-на (Орлова, 1993).

Melampyrum laciniatum Koshevn. et Zing. Вологодская обл., Череповецкий р-н, окраина сфагнового болота в окр. с. Чаево, 29 VI 1995; Ярославская обл., Мышкинский р-н, окр. с. Охотино, сосновый лес на берегу Рыбинского вдхр., 4 VII 1994. Это новые местонахождения редкого в данных областях вида (Орлова, 1993; Папченков и др., 1996).

Melilotus wolgicus Poir. Ярославская обл., Некоузский р-н, ст. Шестихино, ж.-д. пути, 23 VII 1995; Рыбинский р-н, окр. д. Почесновики, ж.-д. пути, 20 VI 1995; там же, окр. пос. Песочное, 3 км в сторону г. Рыбинска по шоссе Ярославль—Рыбинск, 18 VIII 1995. Редкий в области заносный вид, быстро расселяется по железным дорогам, в отдельных местах образует небольшие заросли. Был известен только из окр. г. Ярославля (Определитель.., 1986).

Nuphar × spenneriana Gaudin. Тверская обл., Весьегонский р-н, с. Николо-Высока, р. Ламь, 26 VI 1995; там же, окр. д. Губачево, р. Кесьма, 27 VI 1995; там же, окр. д. Ульяниха, р. Сыроверка, 27 VI 1995; там же, окр. д. Пронино, р. Кесьма, 28 VI 1995; там же, окр. д. Григорово, р. Звана, 29 VI 1995. Вологодская обл., Кадуйский р-н, окр. с. Великое, р. Казара, 29 VI 1995; там же, с. Никольское, р. Шульма, 29 VI 1995; Череповецкий р-н, д. Ботово, р. Ягорба, 30 VI 1995. В Вологодской обл. был известен из окр. г. Вологды и Кирилловского р-на (Орлова, 1993). Для Тверской обл. указывается впервые. По нашим наблюдениям, *N. × spenneriana* довольно обычен на притоках Рыбинского вдхр. (Папченков и др., 1996).

Nymphaea alba L. Вологодская обл., Кадуйский р-н, окр. д. Бойлово, р. Андога, 29 VI 1995; Устюженский р-н, окр. д. Жуково, р. Звана, 29 VI 1995. Тверская обл.,

Весьегонский р-н, окр. д. Григорово, р. Звана, 29 VI 1995. Это новые местонахождения очень редкого на Верхней Волге вида (Лисицына и др., 1993; Орлова, 1993).

Oenothera oakesiana (A. Gray) Robbins ex S. Wats. et Coult. Вологодская обл., окр. пос. Кадуй, дамба пруда-охладителя на р. Суда, песок, 30 VI 1995. Новый заносный вид во флоре Вологодской обл., недавно приведен для Ярославской обл. (Папченков и др., 1996), Брянской обл. и Литвы (Скворцов, 1994).

Phleum phleoides (L.) Karst. Вологодская обл., окр. пос. Кадуй, дамба пруда-охладителя на р. Суда, 29 VI 1995. Адвентивный вид, в данном районе области еще не отмечался (Орлова, 1993).

Potamogeton × decipiens Nolte. Вологодская обл., Кадуйский р-н, с. Никольское, р. Шульма, 29 VI 1995; там же, окр. д. Бойлово, р. Андога, 29 VI 1995. Прежде этот гибридный рдест был известен только по находке на р. Колпь (Лисицына и др., 1993).

P. lacunatus Hagstr. Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Высокое, ключевое болото, 27 VI 1995. Для Тверской обл. отмечается впервые. Известен из соседней Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

P. × meinshausenii Juz. Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Косодавль, р. Реня, 28 VI 1995; там же, д. Любигощи, р. Реня, 28 VI 1995. Новый вид для Тверской обл. и Верхнего Поволжья в целом. Ближайшие местонахождения — в Ленинградской (Определитель..., 1986) и Костромской (Прилепский, Карпухина, 1994) областях.

P. × nitens Web. Вологодская обл., Кадуйский р-н, с. Никольское, р. Шульма, 29 VI 1995; там же, р. Андога, 29 VI 1995; там же, окр. д. Бойлово, р. Андога, 29 VI 1995. Это новые местонахождения редкого в Вологодской обл. гибридогенного вида, известного здесь по единичным находкам (Лисицына и др., 1993; Орлова, 1993).

P. obtusifolius Mert. et Koch. Вологодская обл., Череповецкий р-н. ДГЗ, окр. д. Лоши, бобровый пруд в среднем течении р. Лоши, 5 IX 1995. Третья находка с территории Вологодской обл. этого вида, ранее известного из Устюженского р-на по рекам Мологе и Зване (Немцева, Немцева, 1987; Орлова, 1993).

P. × sparganiifolius Laest. ex Beurl. Вологодская обл., Кадуйский р-н, с. Никольское, р. Андога, 29 VI 1995. Новый для Вологодской обл. гибридогенный вид. На Верхней Волге известен из Тверской обл. (Станков, Талиев, 1957).

P. trichoides Cham. et Schlecht. Тверская обл., Весьегонский р-н, окр. д. Чурилково, старица р. Ламь, 26 VI 1995. Новое местонахождение вида в Тверской обл., где он указывался лишь для Угличского и Иваньковского водохранилищ (Лисицына, Экзерцев, 1984).

P. × zizii Mert. et Koch. Вологодская обл., Кадуйский р-н, с. Никольское, р. Андога, 29 VI 1995. Новый таксон для флоры Вологодской обл. Ближайшие находки из Тверской обл. (Лисицына и др., 1993).

Rhynchospora alba (L.) Vahl. Ярославская обл., Угличский р-н, болото Великий Мох в 7 км севернее устья р. Улеймы, 2 VII 1995. Редкий вид, новый для данного района области (Определитель., 1986).

Senecio viscosus L. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. д. Никольское, обочина автодороги, 25 VII 1995. Быстро расселяющийся заносный вид, до этого указывался лишь для Ярославского и Переславского районов (Определитель..., 1986), а также г. Ростова (Гусев, 1977).

Veronica persica Poir. Ярославская обл., Рыбинский р-н, ст. Тихменево, ж.-д. пути, 8 IX 1995. Этот широко распространенный вид (Губанов и др., 1995) для области прежде не приводился.

Viola × ruprechtiana Borb. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, по придорожной канаве около больницы, 15 V 1995; там же, сырая канава около геофизической обсерватории, 15 V 1995. В местах сбора обилен. Впервые указывается для Ярославской обл. и Верхнего Поволжья в целом.

Xanthoxalis stricta (L.) Small. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, березовый лес у порта, 20 VIII 1976, Л. Лисицына, В. Артеменко. Новое местонахождение адвентивного растения для области (Губанов и др., 1995).

Zannichelia palustris L. Ярославль, Московский проспект, заброшенный котлован. 13 VI 1995. Новая находка редкого в области вида, ранее известного из Ростовского и Переславского районов (Определитель..., 1986).

Таким образом, из 50 приведенных выше видов растений 3 являются новыми в целом для Верхнего Поволжья, 13 — новыми для отдельных областей (8 — для Ярославской, 5 — для Вологодской и 3 — для Тверской обл.). Для 34 редких в регионе видов показаны новые местонахождения.

Гербарные образцы упомянутых растений хранятся в гербариях ИБВВ РАН и Ярославского государственного университета, дубликаты большинства сборов переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственной научно-технической программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М., 1995. 560 с.

Гусев Ю. Д. О появлении новых растений в Ярославской и Костромской областях // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 227—230.

Леонтьев А. М. Пустошные, мелкозлаковые и осоковые луга Молого-Шекснинского междуречья до образования Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского государственного заповедника на Рыбинском водохранилище. М., 1949. Вып. 1. С. 9—33.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна (Определитель цветковых растений). СПб., 1993. 220 с.

Лисицына Л. И., Экзерцев В. А. О редких видах водных и прибрежно-водных растений водоемов Волжского бассейна // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984. С. 42—43.

Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1952. Ч. 2. 1034 с.

Немцева С. Ф., Немцева Н. Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. (Оперативно-информационный материал). М., 1987. С. 52.

Нотов А. А. Дополнения к флоре Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1994. С. 4—12.

Омельчук-Мякушенко Т. Я. Род Лук — *Allium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 261—274.

Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения. СПб., 1993. 262 с. (Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Т. 77. Вып. 3).

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 87—90.

Прилепский Н. Г., Карпухина Е. А. Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 77—90.

Скворцов А. К. Род *Oenothera* (семейство *Onagraceae*) на территории бывшего СССР: систематика и распространение // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 93—113.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 741 с.

Цвелев Н. Н. Род Костер — *Bromus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 179—184.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок; Ярославская обл.
Ярославский государственный
университет им. П. Г. Демидова

Получено 6 V 1996

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(470) : 581.5

ЮРИЙ ИППОЛИТОВИЧ САМОЙЛОВ
(1939—1996)

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA, G. G. GERASIMENKO, V. I. TROFIMETS. YURY IPPOLITOVICH SAMOYLOV (1939—1996)

22 июня 1996 года скончался Юрий Ипполитович Самойлов. Вся жизнь Ю. И. была связана с Ленинградским—Санкт-Петербургским университетом. В 1962 г. он окончил кафедру геоботаники биолого-почвенного факультета ЛГУ, затем аспирантуру под руководством профессора А. А. Ниценко. В 1966 г. началась научная деятельность Ю. И. Самойлова в Биологическом научно-исследовательском институте Ленинградского университета сначала в качестве младшего, затем старшего научного сотрудника, с 1990 г. — ведущего научного сотрудника лаборатории геоботаники. В 1969 г. он защитил кандидатскую диссертацию «Геоботаническая характеристика лугов поймы реки Мсты».

Ю. И. был постоянен в выборе объекта исследования: это была луговая растительность таежной зоны, последнее время — пойменные луга р. Луга Ленинградской обл., любимое им место. Ю. И. был высокоэрудированным луговедом, что позволило ему создать оригинальный лекционный курс «Луговедение», читавшийся им в течение 16 лет на кафедре геоботаники и экологии растений.

Сфера научных интересов Ю. И. Самойлова — теоретическая и методическая разработка актуальных и сложных проблем современной фитоценологии: взаимоотношения растений и динамика растительных сообществ. Большое место занимали экологические исследования. Всего Ю. И. опубликовал более 50 работ. Ряд из них посвящен анализу экологических шкал отечественных и зарубежных авторов. Ю. И. Самойлов — один из авторов учебного пособия «Практикум по экологии растений», опубликованного в 1992 г. В последние годы Ю. И. занимался исследованиями пространственной и функциональной структуры и динамики фитогенных полей травянистых и древесных растений, в первую очередь влиянием деревьев на луговой покров. К сожалению, план этих исследований остался незавершенным.

В течение 25 лет Ю. И. Самойлов вел педагогическую работу. Читал курсы «География растительности», «Индикационная геоботаника», большой курс «Луговедение» для студентов Петербургского и Калининградского университетов. Много лет Ю. И. руководил полевой геоботанической практикой студентов. Под руководством Ю. И. выполнено несколько десятков курсовых и дипломных работ.

Юрий Ипполитович был художественно одаренным человеком: рисовал, резал по дереву, занимался керамикой, прекрасно фотографировал. Авторитет его в коллективе был высок, и прежде всего благодаря эрудиции во многих областях знаний.

Неожиданный уход из жизни — большая потеря специалиста и неординарной личности.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ Ю. И. САМОЙЛОВА

1969. Геоботаническая характеристика лугов поймы р. Мсты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ. 16 с.

1970. Опыт классификации лугов поймы р. Мсты // Бот. журн. Т. 55. № 10. С. 1419—1431.

Опыт количественного анализа соответствия мозаики растительности и среды на пойменных лугах // Бот. журн. Т. 55. № 6. С. 805—821.

1973. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн. Т. 58. № 5. С. 646—655.

1974. Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1596—1602. (Совместно с В. С. Ипатовым, Т. Н. Тарховой).

Некоторые аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. № 1. С. 13—21. (Совместно с В. С. Ипатовым, Л. А. Кириковой).

1977. Опыт выявления границ между элементами мозаики в луговой растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 4. С. 55—67. (Совместно с Ю. И. Прейсом).

1980. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. Т. 65. № 2. С. 255—265.

1983. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.

1984. Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 295—304. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

1985. Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских моделей // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 12—22. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

1986. К вопросу о разграничении зон фитогенного поля дуба черешчатого // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л, С. 48—56. (Совместно с Ю. А. Дорониной).

Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба *Quercus robur* на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 5. С. 112—125.

Экологические шкалы Л. Г. Раменского и аспекты их применения // Бот. журн. Т. 71. № 2. С. 137—147.

1989. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (*Ericaceae*) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. Т. 74. № 9. С. 1279—1290. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

1992. Практикум по экологии растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 140 с. (Совместно с Т. К. Горышиной, И. С. Антоновой).

1993. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Бот. журн. Т. 78. № 5. С. 61—77. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

1995. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. 1. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 61—75. (Совместно с В. С. Ипатовым, Г. Г. Герасименко, Л. А. Кириковой, В. И. Трофимцом).

1996. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 58—67. (Совместно с В. С. Ипатовым).

1997. Закономерности динамики травяного покрова в фитогенных полях одиночных деревьев на лугах // Бот. журн. Т. 82. № 3. С. 23—36.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 29 XI 1996

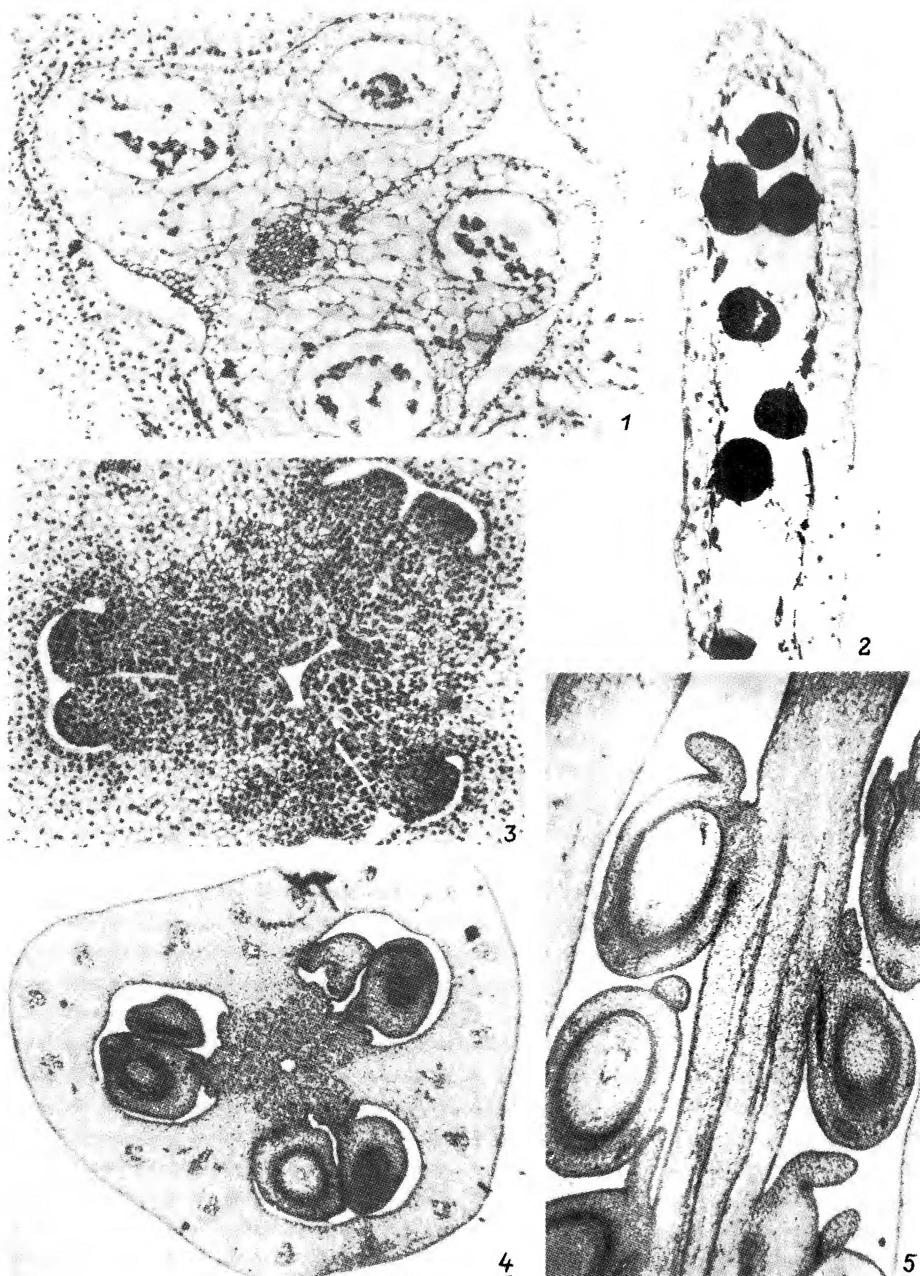


Таблица. Мужские и женские эмбриональные структуры у *Orchidantha maxillaroides (Lowiaceae)*.

1 — поперечный срез пыльника на стадии микроспор, окруженных гранулами полленкита и слизью, тапетум почти полностью лизирован; *2* — гнездо пыльника на продольном срезе с 2-клеточными пыльцевыми зернами, видны остатки слизи между пыльцевыми зернами, слизью заполнены отдельные клетки внутреннего среднего слоя; *3, 4* — поперечный срез завязи: на стадии закладки бугорков семяпочек (*3*) на 3 плацентах и со сформированными семяпочками (*4*); *5* — продольный срез завязи, семяпочки на стадии зрелого зародышевого мешка одной плаценты, расположенные в разных гнездах, видны формирующиеся ариллоиды; *6, 7* — семяпочки на стадии сформированного и зрелого зародышевого мешка.

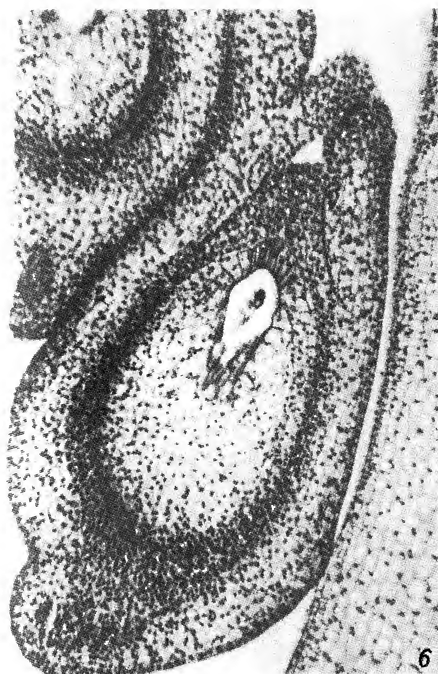




Таблица (*продолжение*).

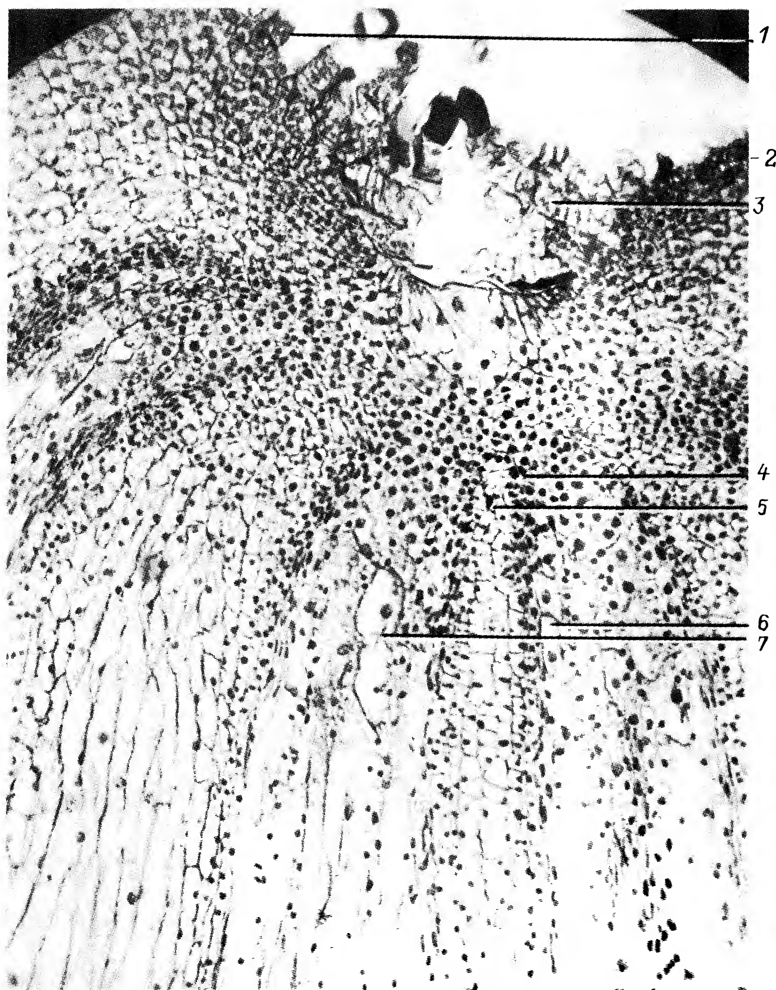


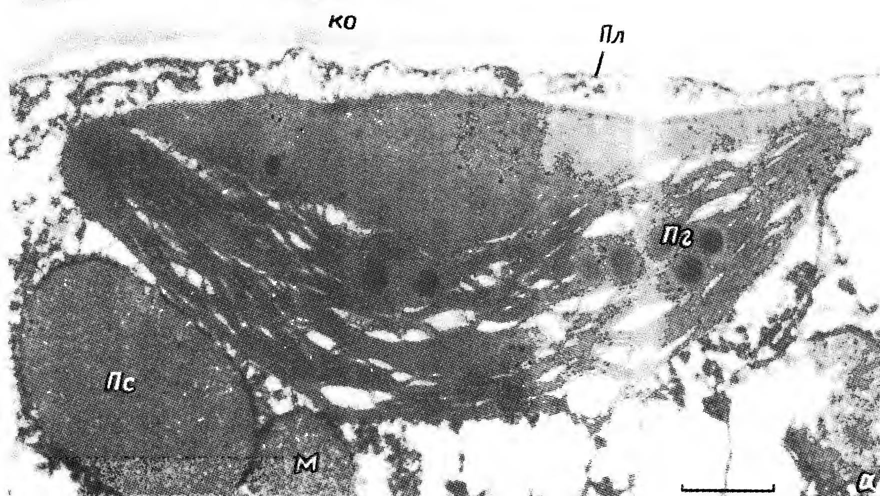
Таблица. Продольно-радиальный срез через апекс корневища *Gymnocarpium dryopteris*.

В скобках указаны расстояния от поверхности апекса, мкм. *1* — вентральный валик, *2* — дорсальный валик, *3* — чешуйки, *4* — дифференциация прокамбия (160), *5* — начало дифференциации сердцевины (200), *6* — материнские клетки протоксилемы (250), *7* — материнские клетки метаксилемы (250).



Таблица I. Аномальные формы хлоропластов палисадного мезофилла листьев яблони со смещенной тилакоидной системой.

а — ТЭМ×30 600, *б* — ТЭМ×33 400. *ко* — оболочка клетки, *пл* — плазмалемма, *хл* — хлоропласт. Масштабная линейка: *а, б* — 0.5 мкм.



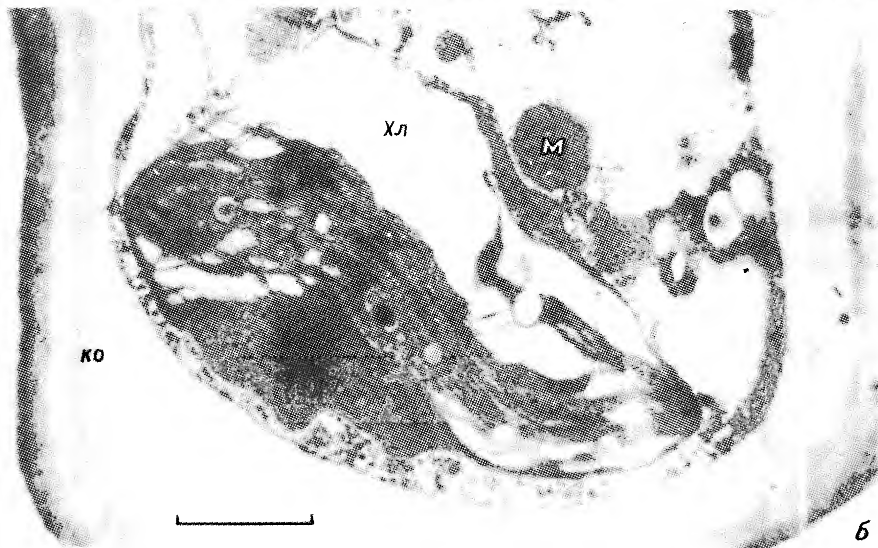


Таблица II. Фрагменты клеток палисадного и губчатого мезофилла листьев яблони с аномальными хлоропластами.

Видно отхождение плазмалеммы от оболочки клетки. *а* — ТЭМ×26 600, *б* — ТЭМ×19 200. *ко* — оболочка клетки, *м* — митохондрия, *пг* — пластоглобула, *пл* — плазмалемма, *пс* — пероксисома, *хл* — хлоропласт. Масштабная линейка: *а* — 0.5, *б* — 1 мкм.

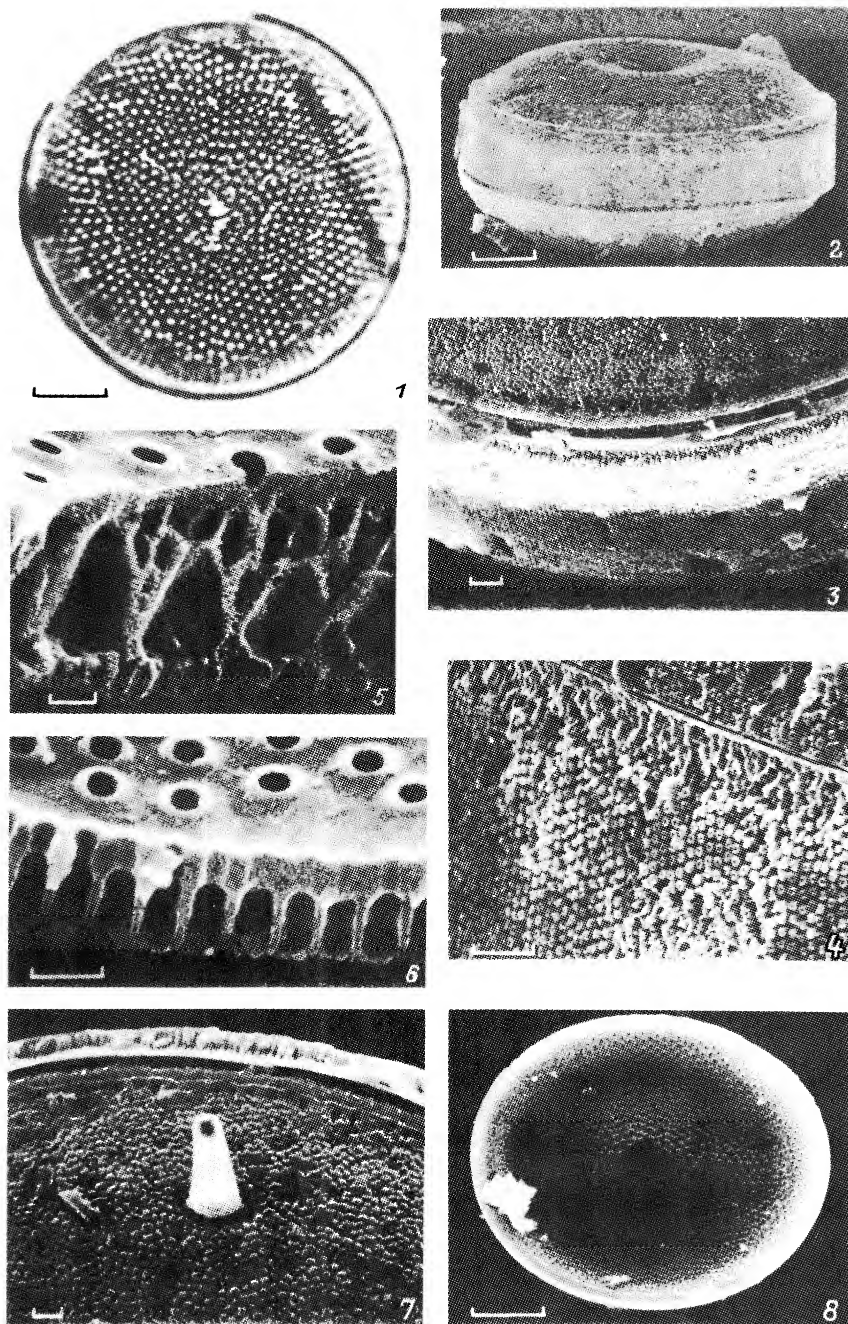


Таблица I. *Moisseevia uralensis.*

1 — общий вид створки; *2* — общий вид панциря; *3* — соединение створки с загибом; *4* — структура загиба; *5* — скол: форамены (наверху), конические локулы, межареольные перегородки с камерами (буллулами), крибрум (внизу); *6* — локулы ареол краевого кольца; *7* — наружная трубка двугубого выроста; *8* — створка изнутри с 4 двугубыми выростами. *1* — СМ, *2—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1, 2, 8* — 10 мкм; *3—7* — 1 мкм.

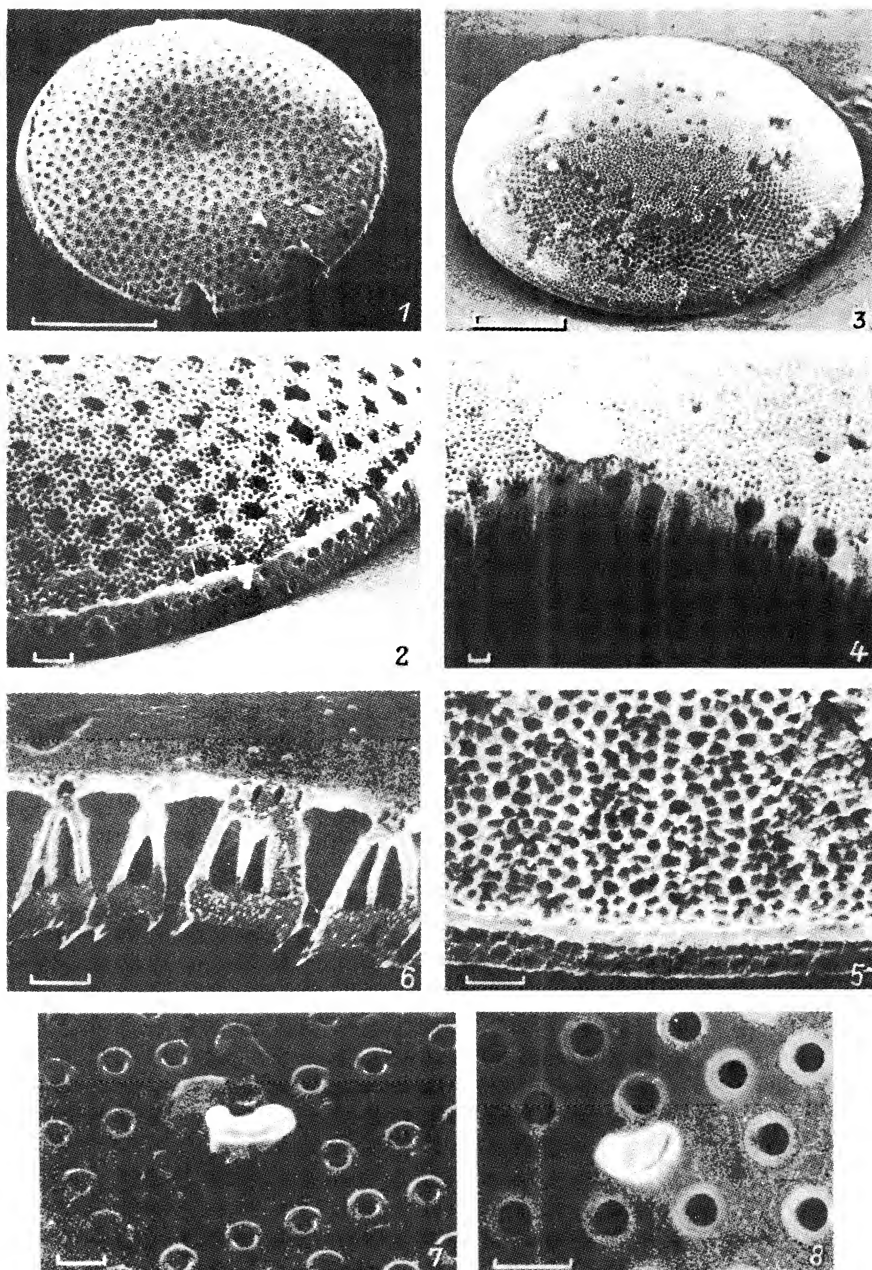


Таблица II. *Moisseevia uralensis.* (СЭМ).

1, 2 — наружная поверхность створки с разрушенным велумом; *3* — наружная поверхность створки с частично разрушенным велумом, *4, 5* — крибрум; *6* — скол: форамены (внизу), конические локулы, крибрум (наверху); *7, 8* — двугубые выросты на внутренней поверхности створки. Масштабная линейка: *1, 3* — 10 мкм; *2, 4—8* — 1 мкм.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 3. 1—160.